ISSN 0753-4973

ALYTES

INTERNATIONAL JOURNAL OF BATRACHOLOGY



September 1993

Volume 11, N° 3





International Society for the Study and Conservation of Amphibians
(International Society of Batrachology)

SEAT

Laboratoire des Reptiles et Amphibiens, Muséum national d'Histoire naturelle,
25 rue Cuvier, 75005 Paris, France

BOARD FOR 1993

TARIFFS FOR 1993

	Individuals	Institutions
Subscription to *Alytes* alone	250 FF / 50 $	500 FF / 100 $
Subscription to *Alytes* + ISSCA + *Circalytes*	270 FF / 54 $	540 FF / 108 $
Back issues of *Alytes*: single issue	60 FF / 12 $	120 FF / 24 $
Back issues of *Alytes*: one complete volume (4 issues)	200 FF / 40 $	400 FF / 80 $
Back issues of *Alytes*: complete set of volumes **1** to **10**	1600 FF / 320 $	3200 FF / 640 $

Five-years (1993-1997) individual subscription to *Alytes*: 1000 FF / 200 $.
Life individual subscription to *Alytes* from 1993 on: 5000 FF / 1000 $.
Patron life individual subscription to *Alytes* from 1993 on: 10000 FF / 2000 $ *or more*.

Circalytes is the internal information bulletin of ISSCA. Back issues of this bulletin are also available: prices can be provided upon request by our Secretariat.

Inclusive Section or Group affiliation to ISSCA: 250 FF / 50 $.
Individual subscription to the ISSCA Board Circular Letters: 200 FF / 40 $.

MODES OF PAYMENT

- In French Francs, by cheques payable to "ISSCA", sent to our Secretariat (address above).
- In French Francs, by direct postal transfer to our postal account: "ISSCA", Nr. 1-398-91 L, Paris.
- In U.S. Dollars, by cheques payable to "ISSCA", sent to Janalee P. CALDWELL, Oklahoma Museum of Natural History, University of Oklahoma, Norman, Oklahoma 73019, U.S.A.



INTERNATIONAL JOURNAL OF BATRACHOLOGY

September 1993 **Volume 11, N° 3**

Alytes, 1993, **11** (3): 77-87. 77

A new harlequin frog from the Cordillera Oriental of Colombia (Anura, Bufonidae, *Atelopus*)

John D. LYNCH

School of Biological Sciences, The University of Nebraska, Lincoln, Nebraska 68588-0118, U.S.A.

A new species of *Atelopus* is named from cloud forests on the western flank of the Cordillera Oriental of Cundinamarca, Colombia. The new species is patternless, but appears allied to *A. pedimarmoratus* Rivero, 1963 and *A. subornatus* Werner, 1899. *Atelopus echeverrii* Rivero & Serna, 1986 is treated as a synonym of *A. subornatus*. Those species of *Atelopus* that lack the terminal phalange of the thumb are proposed to compose the *flavescens* group, whereas those species that retain the terminal phalange are placed in the *ignescens* group.

INTRODUCTION

Harlequin frogs of the genus *Atelopus* are remarkably uniform in morphology (MCDIARMID, 1971; PETERS, 1973) and are notable for their occasional complex color pattern variation (PETERS, 1973; SAVAGE, 1972). Although three species groups are mentioned by FROST (1985), most of the 45 or so described species have not been assigned to any of the three groups (i. e., *flavescens*, *ignescens*, and *longirostris* groups).

The most widely cited authority for species groups is PETERS (1973) who explicitly termed his groups as phenetic and units of convenience. PETERS' groups were based on body shape and limb length (an *ignescens* group for taxa having "short, stocky bodies with short limbs" and a *longirostris* group for those taxa described as "slim-bodied, long-legged"). Consistent with his claim that these were not phylogenetic groups, PETERS assigned the 15 species he recognized in Ecuador to the *ignescens* group (7 species, including one no longer placed in *Atelopus*) and the *longirostris* group (6 or 7 species, if *mindoensis* was included) with *A. boulengeri* and *A. mindoensis* as "intermediates". A few

additional species have been assigned to the short-limbed and long-limbed groups (Cannatella, 1981; Gray & Cannatella, 1985; La Marca, 1983; La Marca et al., 1990; Rueda-Almonacid & Hoyos, 1991; Ruiz-Carranza et al., 1988) based on body proportions. The other species groups assignments were by Lescure (1973) who recognized a *flavescens* group for those species in which the first toe is hidden and McDiarmid (1973) who recognized "a natural group" for the three species having internal tympani and middle ears (no name was applied to this group).

The cloud forests of the western slopes of the Cordillera Oriental of central Colombia have been destroyed to create pastureland and some farms. These cloud forests have been collected sporadically and harbor a rich amphibian fauna. Werner (1899) named *Atelopus flaviventris* and *A. subornatus* from the Fusagasuga-Sibaté region based on females and males, respectively, of the same species (Lötters, 1989). Rivero (1963) designated a single specimen from this region as a paratype of *Atelopus nicefori* (known otherwise from the northern part of the Cordillera Occidental of Colombia) and was followed in this assignment by Cochran & Goin (1970). Later, Rivero & Serna (1986) named this individual as *Atelopus echeverrii*. Some small forest patches remain and, in October 1985, the author was permitted to collect frogs in one patch near the town of Albán. Two species of *Atelopus* occur in this forest: one was found sporadically along all streams worked, whereas the other was found only along the large stream and only in the immediate vicinity of a waterfall. The less common species is similar to *Atelopus longirostris* and is under study by Pedro M. Ruiz. The abundant species is structurally similar to *A. subornatus* (proportions, morphology of hands and feet), but differs in color pattern and in the development of dorsolateral rows of warts. It is described here as a new species.

Materials and methods

Measurements were taken with dial calipers under a dissecting microscope. Data on skeletons were obtained from doubly stained and cleared specimens (Dingerkus & Uhler, 1977) or from dissections of preserved individuals. Dry skeletons are less useful because of possible damage to phalanges. Even interpretation of cleared-and-stained specimens requires some caution; terminal phalanges are less mineralized and can be difficult to see (this is less a problem with doubly stained specimens). Specimens studied are identified below by number and museum acronym as follows: FMNH, Field Museum of Natural History, Chicago, Illinois; ICNMHN, Instituto de Ciencias Naturales, Museo de Historia Natural, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá; and KU, Museum of Natural History, The University of Kansas, Lawrence, Kansas. Means are reported ± one standard error.

Atelopus farci sp. nov.

(fig. 1 C-D)

Holotype. — ICNMHN 14488, adult male, one of a series collected in the forest immediately west of Granja Infantil El Gran Cuidadano Padre Luna, vereda Tres Marias,

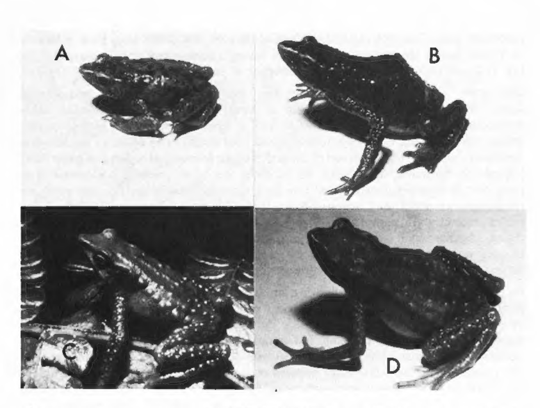


Fig. 1. — (A) *Atelopus subornatus*, male, ICNMHN 12823, 26.4 mm SVL; (B) *A. subornatus*, female, ICNMHN 12824, 38.4 mm SVL; (C) *A. farci*, male holotype, ICNMHN 14488, 27.3 mm SVL; (D) *A. farci*, female, ICNMHN 14490, 36.4 mm SVL. From kodachromes by the author.

Municipio Albán, Departamento Cundinamarca, Colombia, 2090 m elevation, 19 October 1985 by John D. LYNCH and Juan M. RENJIFO.

Paratypes. — ICNMHN 14489-14533, collected syntopically.

Diagnosis. — A moderate-sized (males 26.9-30.2 [$\bar{x}$ = 28.6 ± 0.1, N = 44] mm snout-vent length) short-limbed (tibia length/standard distance equals 42.5-47.2 % [$\bar{x}$ = 44.5 %]) member of the *Atelopus flavescens* group[1] having reduced webbing of the foot (toes about one-half webbed) and a dorsolateral row of enlarged warts; adults uniform in color (dorsum olive without darker markings, throat and venter not spotted or patterned).

1. *Note of the editor.* — Merging of the former *flavescens* and *longirostris* groups into a single group (see "Discussion" below) requires the use for this taxon of the name "*Atelopus flavescens* group". In its more recent version (1985), the *International Code of Zoological Nomenclature* clearly provides rules for the nomenclature of infrasubgeneric supraspecific groupings of species, which are called "aggregates of species" in Art. 6b, and for which Art. 23i states that the Principle of Priority applies. Therefore, any such group of species should be named after the first-named member of this aggregate (like in examples of Art. 6b of the *Code*), not after another one (such as the "best known" or the most widely distributed one). In this case, the name *flavescens* (1841) has priority over the name *longirostris* (1868). [Alain DUBOIS].

Atelopus farci is most similar to *A. echeverrii*, *A. nicefori*, *A. pedimarmoratus*, and *A. subornatus* (short legs with reduced webbing of the toes), but differs from these in lacking dark markings on the dorsum and venter, in having a dorsolateral row of enlarged warts (fig. 1C), and in being larger than *A. nicefori* or *A. pedimarmoratus*.

Description. — Head slightly narrower than body; head longer than wide; snout acuminate, protruding beyond lower jaw in dorsal and lateral views; nostrils weakly protuberant, directed laterally, situated at level of apex of lower jaw; canthus rostralis distinct, weakly concave from eye to nostril and from nostril to tip of snout; loreal region weakly concave; lips not flared; top of snout depressed; interorbital region and occiput flat (except for tubercles, see below); no tubercles on upper eyelids; postorbital crest prominent, a short pretympanic crest extending ventrally from its anteriormost point; no tympanum (nor middle ear); temporal region vertical, bearing 6-8 rounded tubercles (most ventral tubercles are postrictal); 2-6 rounded tubercles on occiput and in interorbital region; choanae small, round, widely separated; tongue 2 1/2 times as long as wide, broadest posteriorly, free for 1/2 its length posteriorly; ostia pharyngea absent; vocal slits present (usually on both sides, sometimes on one side only).

Dorsal surfaces smooth and bearing large rounded warts (fig. 1); largest warts form dorsolateral series — first 2 or 3 form a ridge confluent with postorbital crests, followed by 5-7 warts along upper edge of flanks; dorsolateral warts narrowly separated from one another (occasionally touching, less frequently fused); smaller (about one-half size of dorsolateral warts) warts on dorsum between dorsolateral series, more numerous on lower back; distinct vertebral ridge between occiput and sacrum; warts small or absent on flanks; small warts on upper surfaces of limbs; skin on top of foot smooth; small warts on top of hand but not fingers; throat, chest, sides of belly, undersides of arms granular; skin below vent areolate; skin of belly finely areolate or wrinkled; cloaca opening in a short, inconspicuous tube, lacking tubercles, directed posteriorly at midlevel of thighs.

Fingers basally webbed, lacking lateral fringes, webbing most distinct between I and II; thenar and subarticular tubercles indistinct (basal subarticular tubercles of III and IV more distinct); palmar tubercle large, round; no distinct supernumerary palmar tubercles; thumb of male flexed so that digit I appears shortened (fig. 2); dorsal and posterodorsal surfaces of digit I bearing fine spinules (cornified nuptial excrescence); digit tips (II-IV) with round pads (neither expanded nor defined by grooves).

Distal half of inner edge of tarsus with thickened fold; inner metatarsal tubercle indistinct (except for paler coloration), slightly larger than more pungent, oval, outer metatarsal tubercle; no supernumerary plantar tubercles; subarticular tubercles low, inconspicuous (paler than surrounding skin); digital pads distinct; webbing extending as fringe to tips of each toe, incised except between I and II (fig. 2); webbing formula (following Myers & Duellman, 1982) **I** 0 — 1 **II** 0 — 1 1/2 **III** 0 — 3 **IV** 3 — 1 **V**; fleshy fringe along median surface of digit I and lateral surface of digit V.

Coloration in preservative: dull olive-brown with paler dorsolateral warts and postorbital crests; tips of toes, belly, underside of forearm, and tubercles of hand and foot cream; concealed surfaces of thighs and shanks dusky olive-brown; throat, chest, undersides of limbs stippled with brown.

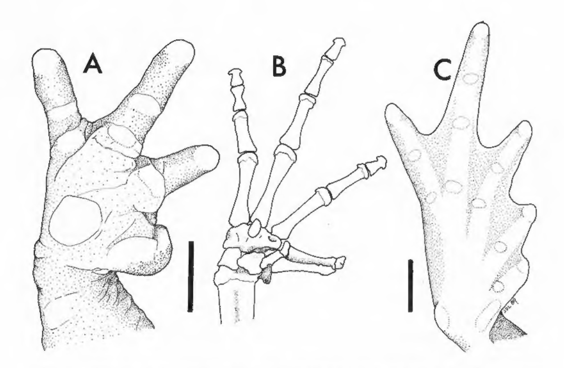


Fig. 2. — *Atelopus farci*: (A) palmar view of hand, ICNMHN 14519; (B) palmar view of skeleton of hand, ICNMHN 14533; (C) plantar view of foot, ICNMHN 14514. Scales equal 2 mm.

In life, body olive with slightly paler warts along dorsolateral region; flanks slightly darker olive (fig. 1); tips of digits yellow; in males, throat gray, belly blue-gray; in females, venter yellowish-olive; iris dark green except for luminescent green ring around pupil.

Measurements of holotype (in mm). — SVL (snout to vent length) 27.3; SD (standard distance = snout to tip of coccyx) 25.6; knee to knee 23.3; shank 11.8; foot (base of inner metatarsal tubercle to tip of Toe IV) 11.5; chord of HL (head length) 9.2; HW (head width) 8.3; eye length 2.5; E-N (eye to nostril distance) 2.5; ES (eye to snout tip) 4.3; IOD (interorbital distance) 2.7; upper eyelid width 2.3; internarial distance 2.9.

Proportions. — To facilitate comparisons with PETERS (1973), some proportions are expressed in terms of SVL as well as SD. Males (all proportions have N = 36): SVL 26.9-30.2 mm ($\bar{x}$ = 28.6 ± 0.1, N = 44); SD 25.4-29.2 ($\bar{x}$ = 26.9 ± 0.1, N = 44); shank/SVL 0.40-0.44 ($\bar{x}$ = 0.42 ± 0.002); HW/SVL 0.27-0.30 ($\bar{x}$ = 0.28 ± 0.001); shank/SD 0.42-0.47 ($\bar{x}$ = 0.44 ± 0.002); HW/SD 0.27-0.32 ($\bar{x}$ = 0.30 ± 0.002); HW/HL 0.84-0.92 ($\bar{x}$ = 0.88 ± 0.004); HL/SD 0.30-0.36 ($\bar{x}$ = 0.34 ± 0.002); E-N/eye length 0.71-1.09 ($\bar{x}$ = 0.92 ± 0.014); E-S/eye 1.32-1.92 ($\bar{x}$ = 1.62 ± 0.02); eyelid/IOD 0.61-1.04 ($\bar{x}$ = 0.87 ± 0.014); foot/SVL 0.37-0.43 ($\bar{x}$ = 0.40 ± 0.002). Only two females are available (SVL = 36.1-36.4 mm, SD of each 34.0). Their proportions are: shank/SVL 0.41-0.43; HW/SVL 0.26; shank/SD 0.44-0.46; HW/SD 0.28; HW/HL 0.83-0.86; HL/SD

0.32-0.34; E-N/eye length 0.91-1.07; E-S/eye 1.59-1.86; eyelid/IOD 0.76-0.85; foot/SVL 0.40-0.42.

All individuals collected were sitting on vegetation near the forest floor or on rocks within 2 m of a swift stream. The area is very moist because the forest occurs adjacent to a 20-m waterfall that throws fine spray well down the stream channel. One pair (ICNMHN 14489-90) was found in amplexus but other individuals (including another female) were sitting on leaves, twigs, and rocks. Tadpoles of this species were abundant on and under rocks in the stream. Pedro M. Ruiz will include a description of these tadpoles in his forthcoming review of tadpoles of Colombian *Atelopus*.

Etymology. — The species name is an arbitrary combination of letters and coincidentally the acronym for a guerilla group in Colombia (FARC) that frequents forests (especially cloud forests) and is dressed in khaki. Although FARC disrupts Colombian society, it does provide protection to the endangered cloud forests and their non-human inhabitants. The species is dedicated to FARC for its conservation, but not political, efforts.

Discussion

The description of *Atelopus farci* resulted in part from study of several holotypes of Colombian species of *Atelopus* in an effort to associate several names with populations that had been sampled by Pedro M. Ruiz. In the course of these comparisons, it became obvious that *A. echeverrii* and *A. pedimarmoratus* had been named because of confusion about the morphology of *A. subornatus*. Rivero (1963: 122) distinguished *A. pedimarmoratus* from *A. subornatus*, in part, because the former has "considerably less" toe webbing. Actually, the two have equal amounts of toe webbing (types of *A. subornatus* redescribed by Lötters, 1989). *Atelopus echeverrii* differs from *A. pedimarmoratus* in precisely the same ways that *A. subornatus* differs from *A. pedimarmoratus*, but Rivero & Serna (1986) contrasted *A. echeverrii* with the smaller *A. nicefori*, with which it had been confused previously (Cochran & Goin, 1970; Rivero, 1963). All details of the structure (except the E-N/eye length ratio, see Table I) and color pattern of the holotype of *Atelopus echeverrii* match the data for the syntypes of *A. subornatus* (Lötters, 1989) and series of freshly collected specimens from the Quebrada Agua Bonita (Lynch, 1986). *Atelopus pedimarmoratus* is a smaller frog having large pale spots on the throat, venter, and undersides of the legs and a large pale patch on the lower flanks but it lacks the low warts on the flanks seen in *A. subornatus*. In the absence of apparent differences, *Atelopus echeverrii* Rivero & Serna, 1986 is here placed in the synonymy of *Atelopus subornatus* Werner, 1899.

Based on proportions, it might appear most appropriate to assign *A. farci* to Peters' *ignescens* group. In reviewing Peters' (1973) treatment of *Atelopus*, I considered briefly that the freedom of the thumb (from the fleshy palm and webbing) might be a useful character with which to group taxa. A free thumb versus a short thumb does not seem to sort taxa especially well, but I did notice that several of the species of Peters' *ignescens* group had a longer thumb than did several species of his *longirostris* group (independent

Table I. — Sizes and proportions (as percents) for male *Atelopus farci*, the holotype of *A. echeverii* (FMNH 81875), and male *A. subornatus*. Values given are Range, Mean ± One standard error.

	A. farci ♂♂ (36)		*A. echeverrii*	*A. subornatus* ♂♂ (10)	
SVL	26.9-30.2	28.6 ± 0.1	28.9	25.9-29.4	27.7 ± 0.3
SD	25.4-29.2	26.9 ± 0.1	27.5	25.0-27.9	26.3 ± 0.3
Shank/SVL	39.79-43.84	41.9 ± 0.2	37.02	36.33-40.38	38.1 ± 0.4
HW/SVL	26.74-30.40	28.6 ± 0.1	29.06	26.26-30.50	29.7 ± 0.6
Shank/SD	42.46-47.23	44.5 ± 0.2	38.91	37.83-42.46	40.2 ± 0.4
HW/SD	27.40-32.42	30.3 ± 0.2	30.54	27.76-34.21	31.3 ± 0.6
HW/HL	83.70-92.13	88.2 ± 0.4	86.60	82.65-93.81	88.8 ± 0.9
HL/SD	30.00-35.94	34.3 ± 0.2	35.27	32.97-39.16	36.0 ± 0.5
E-N/eye	70.97-108.7	91.8 ± 1.4	92.59	74.07-88.46	82.5 ± 1.4
E-S/eye	132.26-191.16	162.1 ± 2.1	166.67	141.38-173.08	159.6 ± 3.4
Eyelid/IOD	60.61-104.16	86.8 ± 1.4	82.76	68.75-100.0	89.3 ± 3.7
Foot/SVL	37.41-43.00	40.4 ± 0.2	38.41	37.05-42.14	40.0 ± 0.6

of the relative "freedom" of the thumb). I dissected individuals and discovered that thumb length corresponded with the number of phalanges in the thumb (2 versus 1). In several species from Colombia, the thumb appears to be exceptionally short, almost as if the last segment were flexed (fig. 2A).

McDiarmid investigated phalangeal formulae in *Atelopus* and reported (1971: 29): "There is a reduction in the number and length of the phalanges in the first digit in *Atelopus*. Several species exhibit the typical 2-2-3-3 formula, but specimens of several species have only a single unit in digit 1 giving a formula of 1-2-3-3. In some specimens the formula is 1-2-3-3 in one hand and 2-2-3-3 in the other. Apparently there is a trend towards reduction in length and ultimate loss of the phalanges in the first digit of some species of *Atelopus*."

Unfortunately, McDiarmid did not report the details of his observations and we are left with a descriptive summary that discourages search for a pattern in phalangeal formulae in *Atelopus*. The discovery that *Osornophryne* is regular in having a 2-2-3-2 formula (Ruiz-Carranza & Hernandez-Camacho, 1976; but see Hoogmoed, 1987) and my discovery of an initial correspondence of 1-2-3-3 in Peters' *longirostris* group and 2-2-3-3 in his *ignescens* group led me to consider that these poorly distinguished species groups might differ in phalangeal formulae and that McDiarmid's discouraging summary might reflect inadequate sample sizes and/or errors of observation. Although McDiarmid

(1971) reported that he had found individual variation in phalangeal formulae as well as intra-individual variation, I did not find either kind of variation in my study of *Atelopus*. At present, we don't know the frequency of such variation, its distribution, or its significance.

Limited published data are available. McDiarmid (1973) reported 1-2-3-3 formula in *A. vermiculatus* (= *A. flavescens* fide Lescure, 1976). Ruiz-Carranza & Hernandez-Camacho (1978) incorrectly reported 2-2-3-3 formula for *A. carauta* (I found 1-2-3-3 for each hand in their specimen and another individual). La Marca (1983) reported 1-2-3-3 formula for *A. sorianoi* (and by implication for *A. carbonerensis*, *A. cruciger*, and *A. oxyrhynchus*). Ruiz-Carranza et al. (1988) reported 1-2-3-3 formula for *A. minutulus*. I have not examined *A. oxyrhynchus* or *A. sorianoi* and accept La Marca's observations. The other taxa were examined by me.

Twenty-two species (and two others reported by La Marca, 1983) have the 1-2-3-3 formula (Table II). These represent the species known from the Amazonian lowlands as well as those from the Andes in Venezuela and some of those from the Andes of Colombia and Ecuador. Seventeen species have the 2-2-3-3 formula (Table II), including most species from Central America, both from the Sierra Nevada de Santa Marta, and most highland species from Colombia and Ecuador. For *A. carrikeri* and *A. ebenoides ebenoides*, phalangeal formulae were determined without dissection. Most of the species having the 2-2-3-3 formula can be so determined in preserved specimens without dissection of the specimen.

I lack data for *A. balios*, *A. erythropus*, *A. francisus*, *A. nicefori*, *A. pedimarmoratus*, *A. pinangoi*, *A. seminiferus*, *A. tamaensis*, *A. tricolor*, and *A. williami* but expect that most of these will prove to have 1-2-3-3 (based on published drawings and descriptions of the thumb).

The 2-2-3-3 formula is primitive among bufonids and is thus not informative within the *Atelopus* + *Frostius* + *Osornophryne* clade (Cannatella, 1986). Within the clade, three phalangeal formulae are known: 2-2-3-3 (17 *Atelopus* and *Frostius pernambucensis*), 2-2-3-2 (at least two *Osornophryne*), and 1-2-3-3 (24 *Atelopus*). However, Hoogmoed (1987) reported 1-2-3-2 in *O. antisana* and 1-2-3-3 in *O. guacamyo*. The first formula is otherwise not known in bufonids and the second is found in many *Atelopus*. McDiarmid's (1971) report of 1-2-3-3 and 2-2-3-3 formulae in different species of *Dendrophryniscus* (another "atelopoid" genus) is not immediately relevant if Cannatella's (1986) hypothesis about relationships is correct.

Conversion among states can be accomplished by fusion/loss/failure to ossify and seemingly could be accomplished "easily". That the conversion is easy to visualize does not mean or require that it occurred repeatedly (McDiarmid's, 1971, apparent conclusion). The occurrence of the 1-2-3-3 formula in *Osornophryne guacamayo* and 24 species of *Atelopus* is most parsimoniously viewed as convergence. In the absence of contrary data (aside from that of *O. guacamayo*'s 1-2-3-3 formula) and in order to construct a bolder hypothesis, parsimony requires that we view each transformation as having occurred only once.

If the 1-2-3-3 formula is a synapomorphy within *Atelopus*, the *flavescens* group (Lescure, 1973) is a part of Peters's *longirostris* group and its recognition as a coordinate

Table II. – Phalangeal formulae for the hands in the genus *Atelopus*. No intraspecific or intraindividual variation was seen and a single formula is provided for each species. Specimens were studied by dissection (most numbers), cleared and stained skeletons (**bold** numbers), or dry skeletons (*italicized* numbers).

F = phalangeal formula: 1 = 1-2-3-3; 2 = 2-2-3-3.

Name and author of species	Country	Specimen number	F
A. arthuri Peters, 1973	Ecuador	KU 108938	1
A. bomolochos Peters, 1973	Ecuador	KU 141518	2
A. boulengeri Peracca, 1904	Ecuador	KU 108940, KU 147078	2
A. carauta Ruíz-Carranza & Hernández-Camacho, 1978	Colombia	ICNMHN 3180, **ICNMHN 16269**	1
A. carbonerensis Rivero, 1972	Venezuela	ICNMHN 14384, KU 132862	1
A. certus Barbour, 1923	Panama	KU 116166, KU 116217	2
A. chiriquiensis Shreve, 1936	Panama	**KU 104319, KU 108802, KU 108834,** *KU 117384-91*	1
A. coynei Miyata, 1980	Ecuador	KU 164744	1
A. cruciger (Lichtenstein & Martens, 1856)	Venezuela	ICNMHN 14387, KU 185704, KU 185706	1
A. ebenoides marinkelli Cochran & Goin, 1970	Colombia	ICNMHN 347, KU 170104-06	2
A. elegans (Boulenger, 1882)	Colombia	ICNMHN unnumbered	1
A. farci sp. nov.	Colombia	ICNMHN 14519, **ICNMHN 14533**	1
A. flavescens Duméril & Bibron, 1841	French Guiana	KU 159617	1
A. glyphus Dunn, 1931	Panama	KU 94584-85, KU 94592, KU 94603	2
A. halihelos Peters, 1973	Ecuador	KU 209646	1
A. ignescens (Cornalia, 1849)	Ecuador	**KU 117817-21, KU 122386-88, KU 122390-91, KU 131803, KU 132021, KU 132071, KU 132106-07, KU 164840, KU 170107-08, KU 178355**	2
A. longibrachius Rivero, 1963	Colombia	KU 145046	1
A. longirostris Cope, 1868	Ecuador	ICNMHN 19145, KU 164746	1
A. lynchi Cannatella, 1981	Ecuador	KU 200241-42	2
A. mindoensis Peters, 1973	Ecuador	**KU 166301-03**	1
A. minutulus Ruíz-Carranza, Hernández-Camacho & Ardila, 1988	Colombia	ICNMHN 12898	1
A. mucubajiensis Rivero, 1972	Venezuela	KU 166666	1
A. muisca Rueda-Almonacid & Hoyos, 1971	Colombia	**ICNMHN 21286**	2
A. nepiozomus Peters, 1973	Ecuador	KU 108946	2
A. pachydermus (Schmidt, 1857)	Ecuador	ICNMHN 19149, KU 142955	2
A. palmatus Andersson, 1945	Ecuador	KU 142963	1
A. peruensis Gray & Cannatella, 1985	Peru	KU 181612, **KU 181816-17, KU 181820**	2
A. pictiventris Kattan, 1986	Colombia	ICNMHN 13593	1
A. planispinus Jimenez de la Espada, 1875	Ecuador	KU 209644	1
A. sanjosei Rivero & Serna, 1986	Colombia	ICNMHN unnumbered	1
A. senex Taylor, 1952	Costa Rica	KU 32314, KU 103544, KU 103551, **KU 104336-38**	2
A. spumarius Cope 1871	Ecuador	ICNMHN 19154, KU 129954	1
A. spurrelli Boulenger, 1914	Colombia	ICNMHN 2757	1
A. subornatus Werner, 1899	Colombia	ICNMHN 4157	1
A. varius (Lichtenstein & Martens, 1856)	Panama	**KU 77682**, *KU 96167*, *KU 153442*, *KU 172427*	2
A. walkeri Rivero, 1963	Colombia	ICNMHN 420	2
A. zeteki Dunn, 1933	Panama	KU 116237, KU 116240	2

taxon obscures relationships within *Atelopus*. LESCURE's (1973) evidence is sufficient to unite two species as sister species. MCDIARMID's (1973) "natural group" included the two species that LESCURE placed in the *flavescens* group plus *A. spumarius*. However, MCDIARMID's "natural group" is based on retention of a primitive character state. While it may be true that these three species are each others' nearest relatives, a plesiomorphy is not sufficient as evidence to support the claim. Recognizing a *flavescens* group (supported by an hypothesized synapomorphy) for both the former *flavescens* and *longirostris* groups requires the recognition of a group for the non-members (the other 17 species of *Atelopus*). However, because the *ignescens* group exhibits only the plesiomorphic condition, the group is a privative assemblage whose monophyly must be assumed. Long- and short-legged species occur within each group with little evidence that these are more than phenetic clusters ill-separated from one another (as acknowledged by PETERS, 1973).

RESUMEN

Se nomina una especie nueva de *Atelopus* de los bosques nublados de la falda occidental de la Cordillera Oriental en el Departamento de Cundinamarca en Colombia. La especie nueva carece de un patrón, pero parece tener parentescos con *A. pedimarmoratus* Rivero, 1963 y *A. subornatus* Werner, 1899. *Atelopus echeverrii* Rivero & Serna, 1986 es tratado como un sinónimo de *A. subornatus*. Se propone agrupar a las especies de *Atelopus* que han perdido la falange terminal del pulgar en el grupo de especies *flavescens*. Las especies que tienen dos falanges en el pulgar se agrupan en el grupo *ignescens*.

ACKNOWLEDGMENTS

Specimens were loaned and space was provided by Pedro M. RUIZ. Holotypes were loaned by Arnold KLUGE, Hymen MARX, and Harold VORIS. William E. DUELLMAN permitted study of specimens at the University of Kansas. For assistance in the field, I thank Juan RENJIFO. I thank Moises KAPLAN, Vicente RUEDA, and Pedro RUIZ for helpful comments on the manuscript.

LITERATURE CITED

CANNATELLA, D. C., 1981. A new *Atelopus* from Ecuador and Colombia. *J. Herpet.*, **15** 133-138.

----- 1986. – A new genus of bufonid (Anura) from South America and phylogenetic relationships of the Neotropical genera. *Herpetologica*, **42** 197-205

COCHRAN, D. M & GOIN, C J, 1970. – Frogs of Colombia. *Bull. U. S. nat. Mus.*, **288** 1-655.

DINGERKUS, G. & UHLER, L D, 1977 – Enzyme clearing of Alcian Blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. *Stain Technol.*, **52**: 229-232.

FROST, D. R. (ed), 1985 – *Amphibian species of the world*. Lawrence, Allen Press & Assoc. Syst. Coll.: [i-iv] + i-v + 1-732

GRAY, P. & CANNATELLA, D. C., 1985. — A new species of *Atelopus* (Anura, Bufonidae) from the Andes of northern Peru. *Copeia*, **1985**: 910-917.

HOOGMOED, M. S., 1987. — New *Osornophryne* (Amphibia: Anura: Bufonidae) from the Atlantic versant of the Andes in Ecuador. *Zool. Meded.*, **61**: 209-242.

LA MARCA, E., 1983. — A new frog of the genus *Atelopus* (Anura Bufonidae) from a Venezuelan cloud forest. *Contrib. Biol. Geol. Milwaukee Publ. Mus.*, **54**: 1-12.

LA MARCA, E., GARCIA-PEREZ, J. E & RENJIFO, J , 1990 — Una nueva especie de *Atelopus* (Amphibia: Anura: Bufonidae) del paramo de Tamá, Estado Apuré, Venezuela. *Caldasia*, **16** (76) 97-104

LESCURE, J., 1973. — Contribution à l'étude des amphibiens de Guyane francaise. I Notes sur *Atelopus flavescens* Duméril et Bibron et description d'une nouvelle espèce. *Vie Milieu*, **23**: 125-141.

----- 1976. — Contribution à l'étude des amphibiens de Guyane francaise. VI Liste préliminaire des Anoures. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, (3), **377** (Zool. 265): 475-525.

LÖTTERS, S., 1989 — Revalidierung von *Atelopus subornatus* Werner, 1899. *Salamandra*, **25**: 281-290.

LYNCH, J. D., 1986. — Notes on the reproductive biology of *Atelopus subornatus*. *J. Herpet.*, **20**: 126-129.

McDIARMID, R. W., 1971. — Comparative morphology and evolution of frogs of the Neotropical genera *Atelopus*, *Dendrophryniscus*, *Melanophryniscus*, and *Oreophrynella*. *Los Angeles County nat. Hist. Mus. Sci. Bull.*, **12**: 1-66.

----- 1973 — A new species of *Atelopus* (Anura, Bufonidae) from northeastern South America. *Contrib. Sci. Los Angeles County Mus. nat. Hist.*, **240**: 1-12.

MYERS, C. W & DUELLMAN, W E., 1982 — A new species of *Hyla* from Cerro Colorado, and other tree frog records and geographical notes from western Panama. *Amer Mus. Novit.*, **2752** 1-32.

PETERS, J. A., 1973 — The frog genus *Atelopus* in Ecuador (Anura: Bufonidae). *Smithsonian Contrib. Zool.*, **145**. 1-49.

RIVERO, J. A., 1963. — Five new species of *Atelopus* from Colombia, with notes on other forms from Colombia and Ecuador. *Caribb. J. Sci.*, **3**: 103-124.

RIVERO, J. A. & SERNA, M. A., 1986. — Nota sobre el *Atelopus nicefori* Rivero, con la descripción de una nueva especie de *Atelopus* (Amphibia: Bufonidae) de Colombia *Caribb J Sci.*, **21**: 79-82.

RUEDA-ALMONACID, J. V. & HOYOS, J M., 1991. — *Atelopus muisca*, nueva especie de anfibio (Anura: Bufonidae) para el Parque Nacional Natural Chingaza, Colombia. *Trianea*, **4**: 471-480.

RUIZ-CARRANZA, P M. & HERNANDEZ-CAMACHO, J I., 1976 — *Osornophryne*, genero nuevo de anfibios bufonidos de Colombia y Ecuador. *Caldasia*, **11** (54): 93-148

----- 1978 — Una nueva especie colombiana de *Atelopus* (Amphibia: Bufonidae). *Caldasia*, **12** (57): 181-197.

RUIZ-CARRANZA, P. M , HERNANDEZ-CAMACHO, J I. & ARDILA, M. C., 1988. — Una nueva especie de *Atelopus* A. M. C. Duméril & Bibron 1841 (Amphibia: Bufonidae) de la Cordillera Oriental de Colombia. *Trianea*, **1**: 57-69.

SAVAGE, J M , 1972. — The harlequin frogs, genus *Atelopus*, of Costa Rica and western Panama. *Herpetologica*, **28**: 77-94.

WERNER, F., 1899. — Ueber Reptilien und Batrachier aus Columbien und Trinidad *Verh. Zool-bot. Gesell. Wien*, **49**: 470-484.

Corresponding editor: Alain DUBOIS.

Alytes, 1993, **11** (3) : 88-96.

Description of a new *Colostethus* (Dendrobatidae) with some natural history comments on the genus in Venezuela

Jaime E. PÉFAUR

Ecologia animal, Facultad de Ciencias,
Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela

A new species of a non-collared *Colostethus* from the Andes of Venezuela is described. The new species is a large, robust form with basally webbed toes and a well developed supratympanic fold. Some biogeographical and natural history comments on the genus in Venezuela are made. Most Andean species of *Colostethus* (84 %) are non-collared, and the vast majority occur in cloud forest at elevations of 2000-3000 m, while most of the species in the non-Andean group occur at 1500 m and lower.

In the last few decades, knowledge of the herpetofauna of western Venezuela has been enriched with the description of several new species of dendrobatid frogs, especially from the highlands of the Cordillera de Mérida. DOLE & DURAND (1972) named *Colostethus meridensis*, RIVERO (1978) described three new species from the páramos, and later (1980), four new species from cloud or humid forests and subpáramos. More recently, PÉFAUR (1985) discovered two new Andean species, and LA MARCA (1985) named another one from similar environments.

The new species described below occurs at the upper edge of the cloud forest in the mountains of the southern part of the state of Mérida. All specimens used in the descriptions and comparisons are deposited in the Colección de Vertebrados de la Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela (CVULA).

Colostethus capurinensis new species

(figs. 1-2)

Holotype. CVULA IV.1063, an adult female from below Páramo El Molino, via Canaguá, on the Sierra Nevada, 2420 m, Distrito Arzobispo Chacón, Municipio Libertad, Estado Mérida, Venezuela; collected by Haydee LAUKENINKS DE HITA, Amelia DIAZ DE PASCUAL and Hans KONTAC on 3 July 1979.

Paratypes. — CVULA IV.1064-65, two adult females, collected with the holotype.

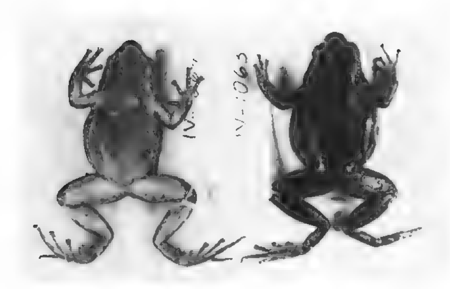


Fig. 1. — Ventral and dorsal view of *Colostethus capurinensis* Picture of preserved specimens CVULA IV.1063 (holotype) and IV.1064 (paratype).

Diagnosis. — (1) A robust and relatively large *Colostethus*, females 33.2 to 33.8 mm (mean 33.4 mm) in snout-vent length (SVL), males unknown; (2) sexual differences unknown; (3) dorsal skin smooth, pustular around vent, areolate on flanks, smooth on venter; (4) tympanum indistinct; (5) supratympanic fold well developed, covering about one-third of tympanum; (6) first finger shorter than second; (7) finger discs distinctly expanded, subequal in size, wider than finger width, third finger disk smaller than tympanum diameter; (8) unknown if third finger of males is swollen; (9) digital scutes distinct; (10) tarsal fold oblique, extending from inner metatarsal tubercle to middle of tarsus, metatarsal fold absent; (11) toes basally webbed , lateral fringes present in all toes; (12) toe discs expanded, about equal in size, wider than toe width; (13) dorsolateral stripes present but indistinct; (14) oblique lateral stripe absent, (15) ventrolateral stripe absent; (16) dorsal ground color dark brown; (17) ventral ground color creamy with light to heavy brown marbling; (18) thighs dorsally light brown, with dark brown transverse bars, ventrally creamy-yellowish with brown areolae lighter than belly; (19) unmodified vent; (20) sacral fold absent.

Description and variation. — Head slightly longer than wide. Head width of paratypes 10.4 and 11.0 mm, of holotype 11.0 mm. Ratio of head width to snout-vent length 0.31 to 0 33;

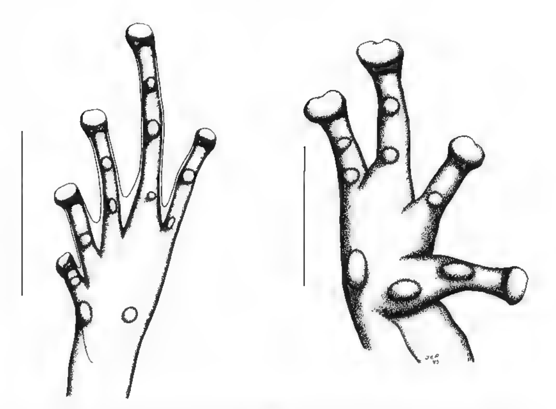


Fig 2 — Hand and foot of *Colostethus capurinensis*. Left, sole of left foot; right, palm of right hand Drawings from specimens CVULA IV.1064. Scale lines represent 10 mm.

snout short, subovoid to round, sloping in lateral profile; canthus rostralis not well defined; loreal region slightly concave. Nostril lateral, prominent, closer to tip of snout than to corner of eye; diameter of eye smaller than distance between eye and tip of snout; tympanum semicircular, its diameter slightly larger than half diameter of eye; supratympanic fold heavy; tongue cordiform to pyriform, not notched; posterior edge free; choanae small, more than one-half visible when viewed directly from below.

Dorsum and venter smooth, some tubercles on vent and dorsolateral stripes areas; flanks areolate. Legs with some tubercles above; cloacal opening unmodified; forearms lacking tubercles; inner palmar tubercle ovoid, smaller than outer tubercle; outer tubercle almost rounded, elevated; subarticular tubercles round, elevated; basal subarticular tubercles larger than distal, fingers lacking webbing, but with very narrow lateral fringe present in all of them; finger discs subequal in size.

Ratio of tibia to SVL 0.46 to 0.48, tibia length in paratypes 15.3 and 16.2 mm, holotype 16.2 mm. Inner tarsal fold short, oblique, inner plantar tubercle ovoid, outer round, smaller, elevated; toe subarticular tubercles small and round. Toes conspicuously webbed between toes II-III and III-IV, toes IV-V with only slight webbing, toes I-II free,

lateral fringe present in all toes extending to disc bases (fig. 2); toe webbing according to RIVERO's (1961) system 1 1/2, 1 3/4, 3, 4 1/4, 2 3/4; according to SAVAGE & HEYER's (1967) system I 1.5-2.5 II 1.75-3.25 III 3^{-}-4^{+} IV 4.25-2.75 V.

Coloration. — In preservative, dorsal ground color of adults dark brown with indistinct white dots; dorsolateral stripes ash-white, extending from posterior border of eye to groin area. A wide brown stripe below dorso-lateral stripe, darker than color of dorsum. Flanks with ash-white dots. Lips brown with some white dots. Arms light brown crossed by dark-brown bars dorsally, with small dark-brown points scattered all over, concentrating in fingers becoming almost solid brown. Thighs, tibiae and feet brown and crossed by poorly defined transverse dark-brown bars dorsally. Legs creamy-yellowish ventrally with scattered dark-brown points, making an areolate pattern on anterior and posterior faces of thighs and tibiae; points concentrated distally on feet making the toes almost solid brown. Throat, chest, and belly creamy-whitish ground color, with brown specks all over, producing an areolate pattern on throat and on area contiguous to the flanks Conspicuous absence of these specks at the base of insertion of arms, giving the impression of a "sleeveless sweater" for the color of that area. Ventral sides of fingers and toes with fine yellow lines extending from discs to distal subarticular tubercles.

Comparisons — In having basally webbed toes, *Colostethus capurinensis* is readily separated from the other Venezuelan members of the genus that lack toe webbing as well as from those that have extensive toe webbing. Of those species having basally webbed toes, all are clearly smaller than *C capurinensis*, with the exception of *C. leopardalis* and *C. meridensis*. The largest individuals of the latter two species are as large as the smaller adult of *C. capurinensis* (RIVERO, 1980; DOLE & DURANT, 1972). The only Venezuelan *Colostethus* larger than this new species are *C riveroi*, which has distinctly webbed toes and the first finger longer than the second (DONOSO-BARROS, 1964), and *C. oblitteratus* (= *guatopoensis*), which has fully webbed toes (RIVERO, 1984b; DIXON & RIVERO-BLANCO, 1985). *Colostethus capurinensis* has a longer head and more extensive toe webbing than *C. leopardalis*. The particular coloration of *C. meridensis* as well as its toe webbing condition separates it from *C. capurinensis*. The dull brown general coloration of *C. capurinensis* separates it readily from *C. duranti*, which has a dorsal ground light gray color with irregular dark blotches and well defined creamy white dorsolateral stripes.

Natural history. — This frog lives under small flat stones in and in the vicinity of cold waters streams above 2400 m, in cloud forest immediately below Páramo El Molino, in the Andes of Mérida. As is true for most of the other Andean *Colostethus*, this species has been found only around the type locality. This area is characterized by a wet climate, with rainfalls from April to November (fig. 3), frequent cold winds, heavy misty days, and a vegetation dominated by short to medium sized shrubs and herbs and some scattered trees, 5 to 10 meters tall. On one side of the mountains, streams form the headwaters of the Capurí River, a small high mountane tributary of the Negro River. The Negro River is a tributary of the larger Uribante, which flows towards the Llanos Occidentales to form the Apure River. On the other side of the mountains, gullies and streams drain to the Mocoties River, a tributary of the Chama, which flows toward Lake Maracaibo. The landscape of this Andean area has been drastically changed in recent years, due to large sections of forests having been cleared for pastures. Another *Colostethus*, *Atelopus oxyrhynchus* and

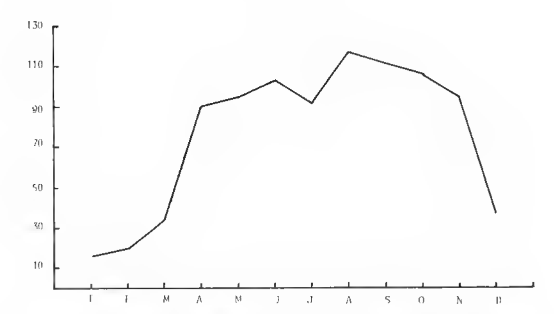


Fig. 3. – Annual distribution of rainfall (1967-1990) at the climatic station of El Molino, Estado Mérida, Venezuela, about 10 km south from the type locality of *Colostethus capurinensis*.

Hyla platydactyla have also been collected in the area. Males have not been heard calling at any time of our visits to the area.

Etymology. - The name *capurinensis* is derived from "Capurí", the name of the river in whose headwaters the species lives.

Comments. - The genus *Colostethus* has undergone an intensive speciation process in the highlands of western Venezuela: 55 % of all species of the country are found there. According to Rivero (1990), most *Colostethus* species of these highlands form a very compact unit, called Group VIII, but the collared species *C. collaris* belongs to Group VII, while *C. humilis* and *C. meridensis* are considered as "doubtful" and are not included in any group. The new species herein described would also belong to Rivero's Group VIII.

Rivero (1978, 1979, 1980, 1990) has emphasized the importance of the presence or absence of a black pectoral collar among the species of the genus to establish phylogenetical relationships. In Venezuelan mountane and forested areas, the majority of the species are non-collared – ten out of 13 species belong to this group. Among the non-Andean *Colostethus*, the non-collared species outnumber the collared ones (Table I). Non-Andean species encompass all *Colostethus* whose distribution falls out of the Venezuelan Andes, as described by Péfaur & Diaz de Pascual (1982). Thus, all species dwelling in the coastal range or in southern Venezuela are considered as non-Andean.

Study of numerous specimens of the different Andean species of *Colostethus* permits a rearrangement based on certain anatomical characters. In Table II, the 13 presently

Table I. - Presently recognized species of non-Andean Venezuelan *Colostethus*.

Group: Collared	Non-collared
trinitatis (= *herminae*)	*bromelicola*
oblitteratus (= *guatopoensis*)	*brunneus*
riveroi	*dunni**
	mandelorum
	sanmartini
	shrevei

* The inclusion of this species in this group is doubtful (see EDWARDS, 1974b; RIVERO, 1984b).

Table II. - Arrangement of *Colostethus* from the Mérida Andes, Venezuela, based on webbing of toes.

Toes webbed	Unwebbed toes
A. Basally webbed	A. Toe fringe present
alboguttatus	*mayorgai*
capurinensis	
duranti	B. Toe fringe absent
humilis	*haydeeae*
leopardalis	
meridensis	
molinarii	
orostoma	
saltuensis	
serranus	
B. Distinctly webbed	
*collaris**	

* Collared species.

Table III. - Elevational distribution of *Colostethus* from the Mérida Andes, Venezuela.*

Species	Elevational belts* (in m) 500 1000	1000 1500	1500 2000	2000 2500	2500 3000	3000 up
alboguttatus			*	*		
capurinensis				*		
collaris	*	*	*	*		
duranti					*	
haydeeae				*		
humilis			*			
leopardalis					*	*
mayorgai			*	*		
meridensis			*			
molinarii			*	*		
orostoma				*		
saltuensis	*					
serranus				*		
Total	2	1	6	8	2	1

* Records are from CVULA as from the literature.

recognized Venezuelan species (Péfaur, 1992) are arranged according to web characters. *Colostethus meridensis* is here included among frogs with basally webbed toes rather than in the "distinctly webbed" category (Edwards, 1974a), after examination of many specimens from the type locality at El Chorotal, La Azulita, Estado Mérida: none of the studied specimens has sufficient webbing to be included in the latter division, as is the case of *C. collaris*. Also, the transfer of *C. alboguttatus* from the "not webbed toes" category (Edwards, 1974a-b) to "webbed toes" is based on the study of specimens from different parts of the Mérida Andes. Among these specimens, an interdigital membrane between toes II-III and III-IV was observed, albeit with a high degree of interindividual variation. In the list provided in Table II, *C. inflexus* (Rivero, 1980) has not been included, because Rivero (1984a) considered it a synonym of *C. alboguttatus*. A revision of *C. alboguttatus* is in order.

An analysis of the elevational distribution of the members of the genus *Colostethus* in the Venezuelan Andes (Table III) shows that this is mainly a genus of highlands - twelve species are found above 2000 m, while only three species are found below 1000 m: *C.*

collaris, *C. humilis* and *C. saltuensis* in cloud or rain-forest environments. The species reaching the lowest limits is *C. collaris* (PÉFAUR & DIAZ DE PASCUAL, 1982; PÉFAUR, 1987), which has populations in the piedmont of the eastern versant of the Andes in the States of Barinas and Portuguesa. Most species occur in the 2000 to 3000 m belt in cloud-forest or subpáramo environments. The only species living under páramo conditions, above 3000 m, is *C. leopardalis*. Non-Andean *Colostethus*, on the other hand, occur in Venezuela mostly from 500 to 1500 m, with some populations of *C. trinitatis* living close to sea level.

RESUMEN

Se describe una nueva especie de anfibio no-acollarado del género *Colostethus* (Dendrobatidae) proveniente de ambientes de Selva Nublada de los Andes Merideños de Venezuela. La nueva especie es de tamaño grande y bastante robusto, posee timpano indistinto con un pliegue timpánico bien desarrollado y dedos con palmeadura basilar; dorsalmente es de color marrón oscuro, y el vientre es crema con reticulaciones marrones.

La descripción de esta especie permite señalar una serie de consideraciones taxonómicas y biogeográficas para los *Colostethus* venezolanos. El 84 % de las especies andinas y el 66 % de las especies no andinas carecen de collar pectoral. La mayor parte de las especies andinas se encuentran en la faja altitudinal de los 2000-3000 m, mientras que la gran mayoria de los *Colostethus* no andinos se encuentran por debajo de los 1500 metros.

ACKNOWLEDGEMENTS

I am indebted to the people of the Animal Ecology Group, Faculty of Science, Universidad de Los Andes, for their constant support Nancy M. SIERRA provided helpful curatorial assistance J. A. RIVERO and two anonymous reviewers read critically the manuscript improving it. This study was done under CDCHT - Universidad de Los Andes Project TC-02-90/91.

LITERATURE CITED

DIXON, J. R. & RIVERO-BLANCO, C., 1985. — A new dendrobatid frog (genus *Colostethus*) from Venezuela, with notes on the natural history of it and related species. *J Herpet.*, **19**: 177-184.

DOLE, J W & DURANT, P, 1972 — A new species of *Colostethus* (Amphibia: Salientia) from the Mérida Andes, Venezuela. *Caribb. J. Sci*, **12** 191-193

DONOSO-BARROS, R, 1964 — A new Dendrobatidae frog, *Prostherapis riveroi* from Venezuela *Caribb. J. Sci.*, **4**: 485-489

EDWARDS, S R., 1974a — Taxonomic notes on South American frogs of the genus *Colostethus*. *Occ. Pap. Mus. nat. Hist Univ. Kansas*, **30**: 1-14.

---- 1974b. *A phenetic analysis of the genus* Colostethus *(Anura: Dendrobatidae)*. Ph D Dissertation, Univ. Kansas, Lawrence, Mimeo: 1-419.

LA MARCA, E., 1985 — A new species of *Colostethus* (Anura: Dendrobatidae) from the Cordillera de Mérida, northern Andes, South America. *Occ. Pap Mus. Zool Univ. Michigan*, **710** 1-10.

PÉFAUR, J E, 1985. – New species of Venezuelan *Colostethus* (Dendrobatidae). *J. Herpet.*, **19**: 321-327.

----- 1987. – First record of *Colostethus* (Dendrobatidae) in the Llanos of Venezuela *Caribb. J. Sci.*, **23**: 338-339

----- 1992. – Checklist and bibliography (1960-85) of the Venezuelan herpetofauna. *Smithsonian herpet. Info. Serv.*, **89**: 1-54.

PÉFAUR, J. E. & DIAZ DE PASCUAL, A, 1982. – Aspectos biogeográficos de las comunidades de anfibios y saurios de los Andes Venezolanos. *Actas VIII Congr Latinam. Zool.*: 229-261.

RIVERO, J. A., 1961. – Salientia of Venezuela. *Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Univ.*, **126**: 1-207.

----- 1978 – Notas sobre los anfibios de Venezuela. II. Sobre los *Colostethus* de los Andes venezolanos. *Mem. Soc. Cien. nat. La Salle, Caracas*, 1976, **36**: 327-344.

----- 1979. – Sobre el origen de la fauna paramera de anfibios venezolanos. *In*: M. L. SALGADO-LABORIAU (ed.), *El medio ambiente páramo*, Caracas, IDEA: 165-175.

----- 1980. – Notas sobre los anfibios de Venezuela. III. Nuevos *Colostethus* de los Andes venezolanos. *Mem. Soc. Cien. nat. La Salle, Caracas*, 1978, **38**: 95-111.

----- 1984a – Sobre el *Colostethus mandelorum* (Schmidt) y el *Colostethus inflexus* Rivero (Amphibia: Dendrobatidae). *Mem. Soc Cien nat. La Salle, Caracas*, 1982, **42**: 9-16.

----- 1984b. – Una nueva especie de *Colostethus* (Amphibia, Dendrobatidae) de la Cordillera de la Costa, con anotaciones sobre otros *Colostethus* de Venezuela *Brenesia*, **22**: 51-56.

----- 1990 – Sobre las relaciones de las especies del género *Colostethus* (Amphibia, Dendrobatidae) *Mem. Soc. Cien. nat. La Salle, Caracas*, 1988, **129**: 3-32.

SAVAGE, J. M. & HEYER, W. R., 1967. – Variation and distribution of the tree-frog genus *Phyllomedusa* in Costa Rica, Central America. *Beitr. neotrop. Fauna*, **5**: 111-131.

Corresponding editor: W. Ronald HEYER.

Alytes, 1993, **11** (3): 97-106.

Dos especies nuevas de *Colostethus* (Anura, Dendrobatidae) en las vertientes de la Cordillera Oriental del Perú y del Ecuador

Víctor R. MORALES *[1] & Rainer SCHULTE **

* Departamento de Herpetología, Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Apartado 14-0434, Lima 14, Perú

** Asociación de Ecología y Conservación ECCO, Casilla 180359, Lima 18, Perú

Two new species of *Colostethus* are described. Both are similar in size and coloration. In one of them, the male has a swollen third finger; this species is distributed in the southeastern Andes of Ecuador. The other has a silvery venter without a swollen third finger and occurs on the slopes of the northeastern Andes of Peru. The phyletic relations of the new species are discussed.

INTRODUCCIÓN

La agrupación supraespecífica en el género *Colostethus* hecha por RIVERO (1988, 1991a), RIVERO & SERNA (1988) y RIVERO & ALMENDARIZ (1991) facilitó el inicio a los estudios sistemáticos en el género. Sin embargo, algunas características (sinapomorfías) utilizadas para definir los grupos mostraron cierta inconsistencia en varias de las especies agrupadas. Por otra parte, existen grupos que tienen una o dos sinapomorfías que los hacen, al parecer, monofiléticos. Este es el caso, por ejemplo, del grupo *vertebralis* (I), caracterizado por manchas pectorales, del grupo *edwardsi* (V), que tiene un embudo cloacal, y del grupo *trinitatis* (VI), que posee un collar pectoral.

Las especies aquí descritas no son asignadas a grupo alguno, por la falta de claridad en el peso taxonómico de las características de los grupos a los que supuestamente pertenecerían. La diagnosis se hace a base de los caracteres listados por DUELLMAN & SIMMONS (1988) (excepto el carácter 7, pliegue tarsal externo, que no es muy claro), y las relaciones con otras especies se establecen en la discusión.

Los especímenes estudiados se encuentran depositados en el Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Perú (MHNSM), en el

1. Dirección actual: Departamento de Biología, Universidad de Puerto Rico, Mayagüez, Puerto Rico 00680.

National Museum of Natural History del Smithsonian Institution de Washington, Estados Unidos de Norteamérica (USNM), en el Museum of Comparative Zoology de Harvard, Cambridge, Massachusetts, Estados Unidos de Norteamérica (MCZ-A) y en el British Museum de Londres, Inglaterra (BM).

Colostethus argyrogaster sp. n.
(fig. 1)

Holotipo — MHNSM 14256, hembra adulta, Imazá (4°15', 78°20', apróx.), Bagua Grande, Departamento de Amazonas, Perú, colectado por el Padre Pedro CASHIRO, el 21 de abril de 1990

Paratipos. — MHNSM 14257-14258, mismos datos que el holotipo; MHNSM 14805-14807, entre km 26 y km 27, camino a Yurimaguas (6°13', 76°17', apróx.), Departamento de San Martín, Perú, colectados por Rainer SCHULTE, Anthony WISNISKI y Charles NISHIHIRA, el 31 de mayo de 1989; MHNJP (= MHNSM) 1801-1814, 2815-2816 (esqueletos en glicerina), km 33, carretera a Cainarache (6°18', 76°17', apróx.), ladera de la Cordillera Oriental, Departamento de San Martín, Perú, colectados por Rainer SCHULTE, el 14 de marzo de 1986.

Diagnosis. — *Colostethus* de tamaño pequeño con las siguientes características: (1) longitud del hocico a la abertura cloacal en machos de 17.5 a 19.8 mm, en hembras de 19.0 a 22.1 mm; (2) disco del tercer dedo anterior casi el doble de ancho del dedo; (3) primer dedo anterior más largo que el segundo; (4) dedos anteriores sin reborde cutáneo; (5) disco del cuarto dedo posterior más del doble de ancho del dedo; (6) dedos posteriores sin reborde cutáneo; (7) dedos posteriores libres, excepto por una pequeña membrana basal entre el tercer y el cuarto dedo, (8) línea dorsolateral ausente; (9) una línea oblicua de color claro brillante desde el ojo hasta la ingle, duplicándose en anchura al acercarse a este último punto; (10) línea ventrolateral clara; (11) garganta y pecho crema; (12) abdomen plateado; (13) machos con la región inguinal anaranjada en vivo y sin variación en coloración sexual cuando preservados; (14) tercer dedo anterior en los machos no dilatado.

Descripción del holotipo. — Longitud hocico-abertura cloacal de 20 1 mm; cabeza ligeramente más larga que ancha (proporción ancho/largo — 91 %); hocico semi-redondo visto de arriba y pronunciado visto de perfil; canthus rostralis recto; región loreal recta; tímpano visible anteriormente y cubierto en la región dorsal y posterior; un pequeño tubérculo encima de los párpados; dedos anteriores libres de membrana y de reborde cutáneo; primer dedo anterior más largo que el segundo; disco del segundo dedo anterior llegando a la altura del segundo tubérculo articular del tercer dedo; disco del cuarto dedo anterior llegando por debajo del segundo tubérculo articular del tercer dedo; tubérculos articulares pronunciados; tubérculo palmar medio redondo y grande; discos digitales anteriores no muy expandidos; dedos posteriores delgados, sin reborde cutáneo y con membrana interdigital basilar, sólo entre el tercer y el cuarto dedo; discos digitales posteriores expandidos lateralmente; tubérculos subarticulares pronunciados; tubérculo metatársico interno ovalado, el externo redondo y de la mitad del tamaño del interno; pliegue metatársico externo reducido a un tubérculo pequeño, cercano al tubérculo

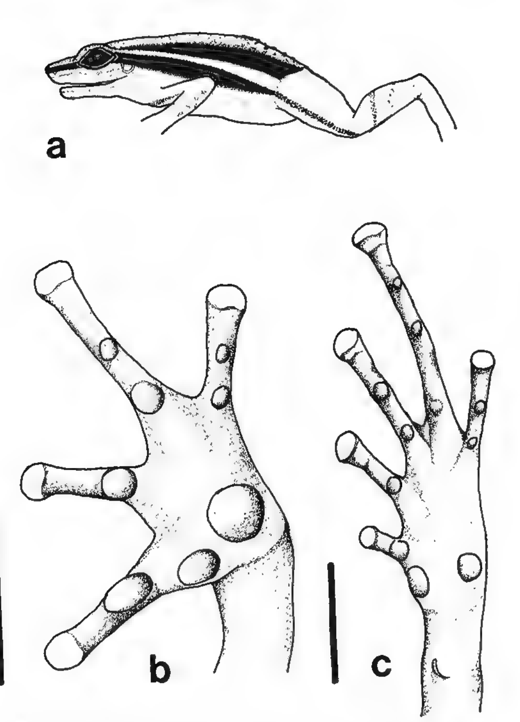


Fig. 1. — *Colostethus argyrogaster*, MHNSN 14256 (holotipo): (a) diagrama de la vista lateral, no en escala; (b) vista ventral de la mano izquierda (barra = 5 cm); (c) vista ventral de la pata izquierda (barra = 3.4 cm).

metatársico externo; pliegue tarsal interno discontinuo, limitado a un tubérculo en la mitad del tarso. Piel granular posterodorsalmente; el resto del dorso, los flancos y el vientre lisos; parte dorsal del segmento tibial granular.

Coloración en alcohol. — Dorso castaño claro; granulaciones posteriores y párpados castaño obscuros; no línea dorsolateral; una franja obscura extendiéndose desde el hocico hasta la ingle; por debajo de ésta, presencia de una línea clara que va desde la narina hasta la articulación maxilar y de otra que va desde el hombro hasta la mitad del abdomen, donde se descompone en forma de motas claras; una línea oblicua ancha en la ingle, angostándose al llegar al ángulo posterior del ojo; región anterior y dorsal del fémur crema, sin diseños; región posterior del muslo presentando una línea obscura en forma de cuña, angosta en la unión muslo-ingle y ancha en la articulación fémur-tibia; cara externa de la tibia con una barra castaña oblicua; escudos de los discos digitales blancos. Región ventral crema claro.

Medidas del holotipo (mm). — Longitud del hocico a la abertura cloacal, 20.1; anchura de la cabeza, 6.8; longitud de la cabeza, 7.4; distancia entre el ojo y la narina, 2.3; distancia entre el ojo y el hocico, 3.4; diámetro del ojo, 2.9; diámetro del tímpano, 1.0; longitud del muslo, 9.5; longitud de la tibia, 9.1.

Coloración en vivo (paratipo MHNSM 14807). — Dorso castaño claro con granulaciones posteriores castaño obscuro; franja lateral castaño obscuro; línea oblicua de color plateado brillante; región dorsal del muslo crema; región posterior del fémur y cara interior de la tibia anaranjados; ingle anaranjado difuso; una mancha blanca a los lados de la cloaca, extendiéndose hacia la región posterior del fémur; garganta y pecho crema; abdomen de un color fuertemente plateado brillante; iris bronceado.

Distribución. - *Colostethus argyrogaster* vive en las laderas de la Cordillera Nor-oriental del Perú, a niveles de altitud desde 340 hasta 870 m, en las cuencas de los ríos Marañón y Huallaga (fig. 3).

Etimología. — El nombre *argyrogaster* viene de las raíces griegas *argyro*, que significa plata, y *gaster*, que es abdomen o vientre. El nombre se refiere al color plateado brillante del abdomen.

Colostethus fugax sp. n.

(fig. 2)

Holotipo. — USNM 282831, macho adulto, cabeceras del Río Bobonaza (01°31', 77°19', apróx), 686 m (2,250 ft), Provincia de Pastaza, Ecuador, colectado por James A. Peters, el 13 de julio de 1954.

Paratipos. — USNM 282825-282826, Río Villano (01°34', 77°42', apróx.), en mayo de 1952 y noviembre de 1954, respectivamente; USNM 282827-282830 y USNM 282832-282835, el 13 de julio de 1954, USNM 282836-282840, el 14 de julio de 1954, y USNM 282841, el 15 de julio de 1954, Cabecera del Río Bobonaza, Pastaza, Ecuador; colectados por James A. Peters, Ramón Olalla y Pablo Mena.

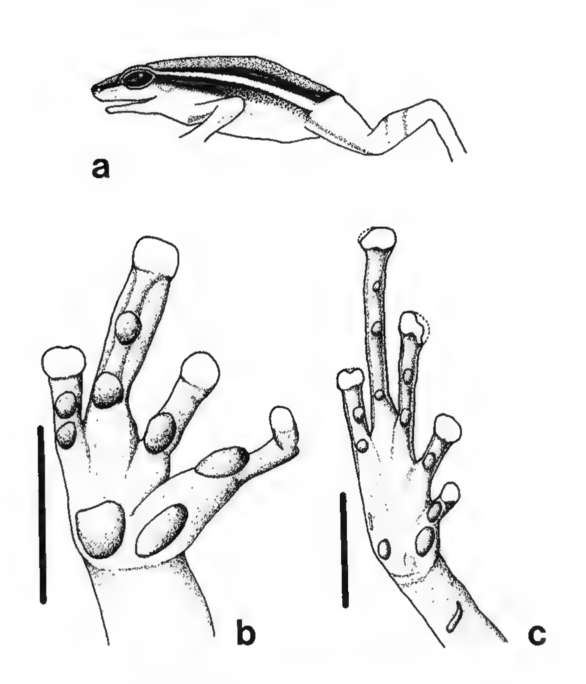


Fig. 2. — *Colostethus fugax*, USNM 282831 (holotipo): (a) diagrama de la vista lateral, no en escala; (b) vista ventral de la mano derecha (barra = 5.5 cm); (c) vista ventral de la pata derecha (barra = 3.5 cm)

Diagnosis. – *Colostethus* de tamaño pequeño con las siguientes características: (1) longitud del hocico a la abertura cloacal en machos de 17.0 a 19.5 mm, en hembras de 19.3 a 20 1 mm; (2) disco del tercer dedo anterior menos del doble de ancho del dedo; (3) primer dedo anterior más largo que el segundo; (4) dedos anteriores sin reborde cutáneo; (5) disco del cuarto dedo posterior el doble de ancho del dedo; (6) dedos posteriores con un fino reborde cutáneo; (7) dedos posteriores sin membrana interdigital, excepto por una pequeña membrana basal entre el tercer y el cuarto dedo; (8) línea dorsolateral ausente; (9) línea oblicua clara desde el ojo hasta la ingle, donde se ensancha ligeramente; (10) línea ventrolateral inconspicua; (11-12) garganta, pecho y abdomen cremas; (13) no variación del patrón en coloración sexual conocida; (14) tercer dedo anterior en los machos dilatado.

Descripción del holotipo – Longitud hocico-abertura cloacal de 19.4 mm; cabeza casi ancha como larga (proporción ancho/largo – 95 %); hocico semi-truncado visto de arriba, ligeramente sobresaliente de perfil; canthus rostralis semi-recto; región loreal vertical; narinas laterales; tímpano inconspicuo; primer dedo anterior más largo que el segundo, segundo de igual tamaño que el cuarto; tercer dedo anterior dilatado en las tres falanges distales; dedos anteriores sin reborde cutáneo; tubérculo metacarpal interno ovalado, el externo redondo; tubérculo articular del primer dedo anterior pronunciado; discos digitales anteriores poco expandidos; dedos posteriores delgados, con un fino reborde cutáneo; una membrana interdigital basilar y corta entre el tercer y el cuarto dedo posterior; discos digitales de los segundo, tercero y cuarto dedos posteriores más expandidos que los discos de los primer y quinto dedos; tubérculo metatarsal interno pronunciado y ovalado, el externo redondo, aproximadamente la mitad del tamaño del interno, tubérculo metatársico central inconspicuo; pliegue metatársico externo en forma de tubérculo, cerca al tubérculo metatársico externo; pliegue tarsal interno discontinuo, casi transversal al tarso, con el extremo distal agudo. Piel dorsal lisa; piel ventralmente porosa en la zona de los sacos bucales; el resto de la región ventral lisa.

Coloración en alcohol. Dorso de color castaño uniforme, párpados castaño obscuro (café); lista dorsolateral ausente; una franja obscura extendiéndose desde la punta del hocico hasta la ingle, pasando por el área del tímpano, extendiéndose posteriormente por encima de la abertura cloacal y bordeando la región del urostilo; una línea oblicua clara desde el ángulo posterior del ojo hasta en la ingle, ensanchándose ligeramente al acercarse a la ingle; por debajo de esta línea la franja obscura se hace difusa desde la mitad del flanco hasta la ingle; una línea ventrolateral inconspicua; una lista supralabial clara y fina desde la narina hasta el ojo; región dorsal del muslo gris uniforme; posteriormente, el muslo presenta una línea longitudinal castaña obscura y el resto de la zona es gris; una mancha de color claro y no muy definida a cada lados de la abertura cloacal; región dorsal de la tibia con granulaciones obscuras y barras obscuras discontinuas. Coloración ventral clara o crema uniforme.

Medidas del holotipo (mm). – Longitud desde el hocico a la abertura cloacal, 19.4; anchura de la cabeza, 6.3; longitud de la cabeza, 6.6; distancia entre el ojo y la narina, 2.0; distancia entre el ojo y el hocico, 3.8; diámetro del ojo, 2.6; diámetro del tímpano, 1.2; longitud del muslo, 8.2; longitud de la tibia, 7.8.

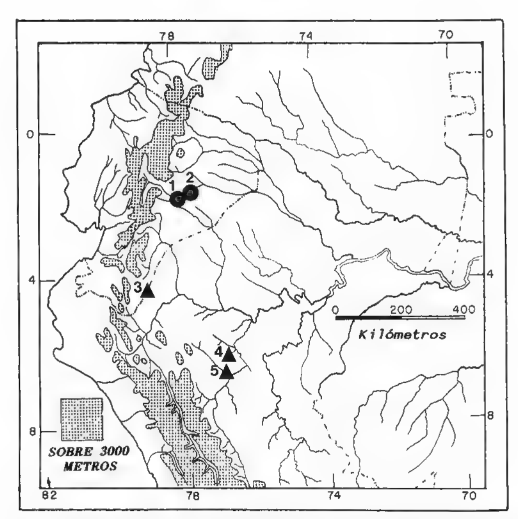


Fig. 3 Distribución de *Colostethus argyrogaster* (triángulo) y de *Colostethus fugax* (círculo): (1) Río Bobonaza; (2) Río Villano; (3) Imazá, (4) km 33 a Yurimaguas; (5) km 26 a Cainarache

Distribución. — La especie se distribuye en la vertiente oriental de la Cordillera Oriental sur de Ecuador, desde los 600 hasta los 700 m de altitud, en la cuenca del Río Pastaza (fig. 3).

Etimología. — El nombre de la especie es de origen latín, que significa "fugitivo", en referencia a la acción figurativa de que la ranita se ha fugado de las manos del Dr. Juan A. RIVERO, quien describió las especies ecuatoriana de los *Colostethus* depositados en el National Museum of Natural History del Smithsonian Institution de Washington.

Discusión

Colostethus argyrogaster y *C. fugax* son muy similares en tamaño y coloración. Se diferencian por la dilatación del tercer dedo anterior en los machos de la segunda especie. Según las agrupaciones sugeridas por Rivero (1988, 1991 a), la primera estaría en el grupo *subpunctatus* (IX) y la segunda en el grupo *inguinalis* (IV).

Rivero & Serna (1988) y Rivero & Almendariz (1991) señalan las mismas sinapomorfías para los grupos *inguinalis* (IV) y *subpunctatus* (IX), excepto la característica de la dilatación del tercer dedo anterior en los machos (presente en el grupo *inguinalis*). No obstante, cada grupo está constituido por especies con variaciones en tamaño y patrón de coloración, por lo que las sinapomorfías no están definidas en todas las especies.

Un caso de inconsistencia de una sinapomorfía fue señalado por Rivero & Almendariz (1991: 129) con *C. vertebralis* y *C.* "cruzado", especies que a pesar de su similitud están en grupos distintos debido a la presencia, en *C. vertebralis*, de la mancha pectoral. La ausencia de esta característica en algunos especímenes dificulta el reconocimiento entre las dos especies.

Por otro lado, el autor principal, VRM, está preparando un trabajo con especies de *Colostethus* pertenecientes al grupo *brunneus* (II) (especímenes colectados recientemente en Brasil y en la Amazonía peruana). No todas las especies de este grupo poseen el tercer dedo manual dilatado en los machos. Este hecho y la mencionado en esta discusión no apoyan a lo que señalan Myers, Paolillo & Daly (1991) en utilizar al género *Hyloxalus* para las especies que no tengan dilatación del tercer dedo manual en los machos y al género *Colostethus* para las que lo presentan.

Los carácteres compartidos entre *C. argyrogaster* y *C. fugax* son: la linea lateral oblicua que va desde el ojo hasta la ingle; una franja lateral obscura que va desde la punta del hocico hasta la ingle (cortada por la línea lateral oblicua); la región dorsal del muslo uniformemente clara, y la región ventral inmaculada.

Entre las especies que pueden compartir las características anteriores está *C. nubicola* (Dunn, 1924) de Centroamérica. Esta se diferencia de *C. argyrogaster* y *C. fugax* por presentar la garganta obscura en los machos y la región dorsal del muslo con marcas transversales, mientras que *C cevallosi* Rivero, 1991 se diferencia de *C. argyrogaster* y *C. fugax* por el grosor de la línea oblicua y la presencia de líneas dorsolaterales (Rivero, 1991b). La autapomorfía en *C. argyrogaster* corresponde al abdomen plateado, ausente en *C. fugax*, *C. cevallosi* y *C. nubicola*. En *C. fugax* y *C. nubicola*, los machos tienen el tercer dedo manual dilatado.

Colostethus fugax se encuentra en simpatría con *C. cevallosi*, del grupo *subpunctatus*, y también, probablemente, con *C. kingsburyi* (Boulenger, 1918), *C. intermedius* (Andersson, 1945), ambos del grupo *brunneus* (II), y *C. maculosus* Rivero, 1991, del grupo *fuliginosus* (VI). Las tres últimas especies tienen patrones de coloración distintos a los de *C. fugax*.

Colostethus argyrogaster podría vivir en simpatría con *C. ideomelus* Rivero, 1991, *C.*

mittermeieri Rivero, 1991, ambos del grupo *vertebralis* (I), y con *C. poecilonotus* Rivero, 1991, del grupo *subpunctatus* (IX); estas tres especies no comparten características que las puedan relacionar filogenéticamente con *C. argyrogaster*.

MATERIAL EXAMINADO

Colostethus cevallosi: USNM 282648, holotipo, Palanda, al este de Sarayacu, Río Bobonaza, Provincia de Pastaza, Ecuador.

Colostethus idiomelus: MCZ-A 100260, holotipo, Venceremos, entre km 394 y km 395 de la carretera Marginal de la Selva, Departamento de San Martín, Perú.

Colostethus kingsburyi: BM 1947.2.14.5, lectotipo, El Topo, Río Pastaza, Provincia de Pastaza, Ecuador.

Colostethus mittermeieri: MCZ-A 100217, holotipo, y MCZ-A 100218-10020, paratipos, Venceremos, entre km 394 y km 395 de la carretera Marginal de la Selva, Departamento de San Martín, Perú.

Colostethus nubicola: USNM 219982-219984, San Isidro del General, Provincia de San José, Costa Rica.

Colostethus poecilonotus: MCZ-A 89108, holotipo, y MCZ-A 89106-89107 y 89109, paratipos, entre Chachapoyas y Bagua Grande, Departamento de Amazonas, Perú.

RESUMEN

Se describen dos especies nuevas de *Colostethus* similares en tamaño y coloración. Una especie presenta el tercer dedo manual dilatado en los machos y habita en el Sur-Oriente de los Andes del Ecuador. La otra presenta el vientre plateado, sin el tercer dedo manual dilatado, y se extiende por las laderas de los Andes Nort-Orientales del Perú. Se discuten las relaciones filéticas de las especies nuevas.

AGRADECIMIENTOS

A Roy W. McDIARMID y W. Ron HEYER, por el préstamo del material del National Museum of Natural History del Smithsonian Institution de Washington, D.C. A Juan A. RIVERO, José Mari MUTT y Belisario CEPEDA por la revisión del manuscrito

LITERATURA CITADA

DUELLMAN, W. E. & SIMMONS, J., 1988. — Two new species of dendrobatid frogs, genus *Colostethus*, from the Cordillera del Cóndor, Ecuador. *Proc. Acad. Sci. Philadelphia*, **140** (2): 115-124.

Myers, C. W., Paolillo, A. & Daly, J. W., 1991. — Discovery of a defensively malodorous and nocturnal frog in the family Dendrobatidae: phylogenetic significance of a new genus and species from the Venezuela Andes. *Amer. Mus. Novitates*, **3002**: 1-33.

Rivero, J A., 1988. — Sobre las relaciones de las especies del género *Colostethus* (Amphibia, Dendrobatidae). *Mem. Soc. Cie. nat. La Salle*, **48** (129): 3-32.

----- 1991a. — New *Colostethus* (Amphibia, Dendrobatidae) from South America. *Breviora*, **493**: 1-28.

----- 1991b. New Ecuadorian *Colostethus* (Amphibia, Dendrobatidae) in the collection of the National Museum of Natural History, Smithsonian Institution. *Caribb. J. Sci.*, **27** (1-2): 1-22.

Rivero, J. A & Almendariz, A., 1991 — La identificación de los *Colostethus* (Amphibia, Dendrobatidae) de Ecuador. *Politécnica*, **16** (2): 99-152

Rivero, J. A. & Serna, M. A., 1988. — La identificación de los *Colostethus* (Amphibia, Dendrobatidae) de Colombia. *Caribb. J. Sci.*, **24** (3-4): 137-154

Corresponding editor: W. Ronald Heyer

Alytes, 1993, **11** (3): 107-116.

La validez de *Ceratophrys testudo* Andersson, 1945 (Leptodactylidae, Ceratophryinae): aspectos morfológicos de su reconocimiento

Silvia I. Perí

Cátedra de Fisiología Animal, Museo de La Plata, Paseo del Bosque s/nro., 1900 La Plata, Buenos Aires, Argentina

The holotype of *Ceratophrys testudo* is re-examined. The diagnostic characters of Andersson (1945) and Mercadal (1988) are questioned and compared with those of other members of the genus, especially *C. cornuta*. The morphological and osteological characters useful to recognize *C. testudo* are identified.

Introducción

En 1945, L. G. Andersson dió a conocer una lista de nuevas especies pertenecientes a la colección del Royal Museum of Natural History de Estokolmo. Los ejemplares estudiados por ese autor habían sido colectados entre los años 1937 y 1938 por una expedición sueca en las orillas del río Pastaza y río Napo al este del Ecuador.

En la nómina de nuevas especies, Andersson incluyó a un nuevo leptodactílido ceratofrino al que designó como *Ceratophrys testudo*. Esta especie fué fundada sobre un único ejemplar macho actualmente depositado en el Naturhistoriska Riksmuseet de Suecia, Estokolmo.

Ceratophrys testudo es mencionada por Peters (1954) para la localidad tipo en río Pastaza; Gorham (1966) la cita en su lista sistemática y Lynch (1971) la considera como una de las especies nominales del género; sin embargo, posteriormente, este autor (1982) la incluye en la sinonimia de *C. cornuta*.

Recientemente, Mercadal (1988) ha reconsiderado la validez de la especie de Andersson con respecto a *C. cornuta*, basándose en diferencias morfológicas, morfométricas y citológicas.

La discutida validez de *C. testudo* ha llevado a la autora, como parte de un trabajo en extenso sobre los ceratofrinos "sensu stricto" (Perí, MS), a reevaluar los caracteres

morfológicos brindados por Andersson (1945) en su descripción original, y los de Mercadal (1988), considerando también aquellos osteológicos que permitan la distinción entre *C. testudo* y *C. cornuta*.

Material y métodos

El material utilizado para este estudio fué provisto en canje o préstamo por las siguientes Instituciones: KU: Kansas University, Museum of Natural History, Kansas, Estados Unidos; NRM (WCM): Swedish Museum of Natural History, Estokolmo, Suecia; MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires, Argentina; MLP: Museo de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales, La Plata, Buenos Aires, Argentina; MZUSP. Museo de Zoología, Universidade de Sao Paulo, San Pablo, Brasil; USNM: Smithsonian Institution, Washington D.C., Estados Unidos.

Las siguientes abreviaturas fueron utilizadas: LT: longitud corporal total hocico-cloaca; RX: radiografías.

Para este estudio se contó con el holotipo de *C. testudo* (NRM 1912) y con los siguientes ejemplares de *C. cornuta*: KU 205885 (LT = 88.6 mm), Cuzco Amazónico, Perú; y MZUSP 31354, Canindé, Río Gurupi (LT = 31.5 mm). El análisis osteológico se realizó sobre material radiográfico. En la terminología utilizada se sigue a Trueb (1973). Como material de comparación se utilizaron individuos juveniles y adultos fijados (F), esqueletizados (E) o diafanizados (D) de acuerdo a la técnica descripta por Wassersug (1976) de las siguientes especies:

Ceratophrys ornata (Bell, 1843): Argentina: Buenos Aires: Benavidez: MLP 19 (D), MLP 20 (D), MLP 21 (D), MLP 22(D), MLP 23 (D); Riachuelo: MACN Fco. Nro. 5, 4 ej. juveniles (D).

Ceratophrys cranwelli Barrio, 1980: Argentina. Córdoba: Monte Maíz: MLP 3 (E), MLP 13 (E), MLP 18 (E), MLP 175 (E); Santa Fé: Tostado: MACN 1840, 3 ej. juveniles (D).

Ceratophrys aurita (Raddi, 1823): Brasil: Estado do Paraná: Porción oriental. Porta da Cima: MCI 1750 (E); Dto. Agricola de Cotia: MZUSP 22976 (E).

Ceratophrys calcarata Boulenger, 1890: Colombia: USNM 117510, USNM 145962, USNM 151303 (F y RX), KU 69844 (E).

Ceratophrys stolzmanni scaphiopezza Peters, 1967: Ecuador: Salinas: USNM 118272 (RX), USNM 118273 (RX), USNM 118277 (RX).

Resultados

En el material tipo de *C. testudo*, fueron analizados primeramente los rasgos morfológicos comparándolos con el ejemplar de *C. cornuta* MZUSP 31354 de similar talla (fig. 1 A-B). Para el análisis de los rasgos osteológicos se utilizaron radiografías, las cuales fueron tomadas en norma dorsal. Cabe señalar que la dificultad hallada en la observación de los elementos osificados del esqueleto es debida a la vejez del material y a la descalcificación de esos elementos por su medio de conservación. Por esa razón sólo serán descriptos aquellos que ofrezcan mayor claridad.

Rasgos morfológicos

C. testudo (longitud total hocico-cloaca: 31.5 mm) posee un tronco deprimido, corto y ancho, comparable al de un juvenil de *C. cornuta* de 31.7 mm de talla total. El contorno craneano es semicircular, con un canto rostral sin definición y una región loreal amplia, oblicua y plana. El tímpano es visible. Suma importancia reviste el apéndice palpebral, digitiforme, muy espeso y carnoso. Dorsalmente la piel que lo cubre no es continua con la del párpado superior, existiendo entre ambos un resalto que destaca la individualidad del apéndice (fig. 1 C). Por el contrario, en la faz ventral, la piel que cubre el párpado es continua con la del apéndice. Las narinas se encuentran muy próximas entre sí, más próximas al borde anterior del ojo que a la punta del hocico. El espacio interorbital cóncavo es consecuencia de la presencia de un delicado reborde medial orbitario; dicho espacio equivale al diámetro orbitario transverso. El primer dedo de la mano es más corto que el segundo y el extremo de los dedos de los miembros anteriores y posteriores son redondeados. Los miembros posteriores son palmados. La membrana interdigital se extiende desde la mitad de la falange terminal del V hasta la base de la antepenúltima falange del IV, hasta la base de la última falange del III, desde la base de la falange terminal del II como un reborde hasta la mitad de la falange terminal del I. El extremo libre de la membrana es festoneado. Puede observarse un tubérculo metatarsal interno en forma de pala de borde aparentemente cornificado. En el diseño de manchas, *C. testudo* presenta la banda 1 (de acuerdo a la nomenclatura de diseño de manchas de Mercadal, 1986), extendiéndose desde el labio superior hasta el borde externo de la órbita. Desde la escotadura craneana, en dirección posterior y a ambos lados de la columna vertebral se extienden dos líneas (denominadas "pliegues" por Andersson, 1945) con tres importantes manchas melánicas sobre las que se desarrollan tubérculos. La mancha I (anterior) presenta un sólo tubérculo alto de forma piramidal comprimido láteromedialmente, la mancha II (mediana) posee un sólo tubérculo orientado hacia el margen medial y otro próximo al anterolateral, la mancha III (posterior) posee un sólo tubérculo que crece sobre el margen medial y otra serie de tubérculos más pequeños que convergen posteriormente en dirección a la cloaca. Todos estos tubérculos de aspecto generalmente cónico presentan la base melánica y el ápice claro. Sobre flancos, cara dorsal y posterior de los antebrazos, tibiofíbula y tibiofibular, hay enormes verrugas triangulares de base ancha y ápice agudo, alternándose con otras de aspecto generalmente redondeado. Los miembros anteriores y posteriores son barreados transversalmente

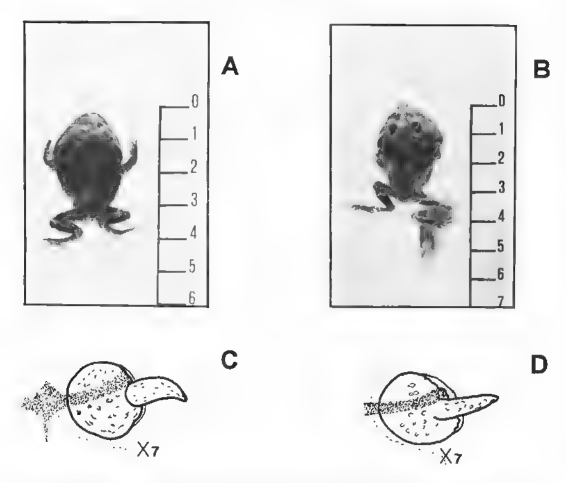


Fig. 1. A, holotipo de *Ceratophrys testudo* (NRM 1912). B, *C cornuta*, ejemplar juvenil (MZUSP 31354). C-D, párpado y apéndice palpebral: C, *C. testudo*; D, *C. cornuta* Escalas en centímetros.

Rasgos osteológicos

La piel fuertemente adherida al cráneo permite apreciar la cubierta dérmica del mismo de tipo tuberculado. La misma es notoria en los maxilares, nasales, rama cigomática, rama ótica y porción más dorsal de la rama ventral del escamoso. El cuadradoyugal carece de exostosis. Esta sobreosificación es más notoria en el frontoparietal sobre el borde medial y posterior de la órbita que se encuentra además notoriamente más elevado. La longitud del premaxilar medida sobre la *pars dentalis* equivale a tres veces el ancho máximo craneano medido entre los cuadrados. La *pars palatina* del premaxilar forma un proceso maxilar largo y delgado. En el vómer no es posible apreciar dientes ni mamelón alguno. La articulación mandibular se dispone por detras de los cóndilos occipitales. La *pars facialis* del maxilar es baja y el maxilar forma aún parte del borde orbitario. No es posible observar osificación del proótico. La rama ótica del escamoso se orienta en dirección

fuertemente posterolateral, el borde medial es moderadamente curvado y termina en extremo fuertemente aguzado. Este extremo se extiende muy por detrás del borde occipital y ligeramente posterior a la articulación mandíbular. Se observa un fuerte resalto entre la rama ótica y la rama ventral. La columna vertebral presenta ocho vértebras presacras con delicados espacios intervertebrales. En las tres primeras vértebras no hay contactos entre los arcos neurales derecho e izquierdo respectivos. No se observa escudo dorsal. Las diapófisis sacras están dirigidas posteriormente. El urostilo es corto y equivale aproximadamente a dos tercios de la columna vertebral. Las ramas iliacas son cortas, siendo su longitud, medida desde el borde posterior del acetábulo, equivalente a la longitud del urostilo. Debido a que la radiografía es de vista dorsal, no puede apreciarse la osificación del pubis. Del esqueleto apendicular se reconoce con claridad la cortedad de la tibiofíbula con respecto al fémur, siendo la longitud de aquélla casi tres cuarto de la del fémur.

DISCUSIÓN

Del análisis comparado en individuos de similar talla de *C. testudo* y *C. cornuta*, surgen de sus rasgos morfológicos y osteológicos elementos distintivos que fundamentan el criterio de considerar a esas entidades como especies diferentes La elección de un individuo juvenil de *C. cornuta* principalmente ha sido considerado fundamental para el análisis comparado. Como ha sido visto por la autora en otras especies del género, existen tanto caracteres de la morfología externa, como de la osteología sujetos a variaciones durante el desarrollo ontogenético Asi, el estado del caracter "longitud del dedo I del autopodio menor que el dedo II", considerado por MERCADAL (1988) como un rasgo distintivo de *C. testudo*, es en realidad una proporción que se invierte en el adulto distribuyéndose homogéneamente en todo el género. La ausencia de dientes vomerinos constituye una sinapomorfia con *C. cornuta*, ya que, en ejemplares juveniles de *C. cranwelli* y *C. ornata* de tamaño corporal comparable al del holotipo de *C. testudo*, los dientes vomerinos están presentes y son conspicuos Sin embargo al no disponer de ejemplares adultos no debe descartarse que eventualmente ocurra su aparición en etapas más avanzadas del desarrollo.

El apéndice palpebral es una autoapomorfía de *C. testudo* y difiere marcadamente del de *C. cornuta*, el cual es ancho en la base y en el cual claramente la piel dorsal del apéndice es continua con la del párpado superior, muy similar a lo observado en *C. cranwelli*. En *C. testudo*, la vista lateral del apéndice palpebral permite distinguir que el borde inferior de dicho apéndice es continuo con la piel del párpado, en cambio, en *C. cornuta* esa zona presenta un pequeño reborde externo (fig.1 C-D).

En ambas especies, la banda interorbital parte por delante del apéndice palpebral. Dirigiéndose medialmente, forma sólo en *C testudo* una V con el vértice en dirección posterior, y solamente una banda transversa en *C. cornuta*. En la región posterior de la cabeza y en el tronco, el diseño de manchas es muy similar en ambas entidades.

La presencia de un escudo dérmico dorsal no es posible apreciar ni en la observación directa ni en el material radiográfico de las especies en comparación. Si bien la presencia

del escudo dérmico dorsal constituye un rasgo conspicuo de los ceratofrinos, algunas especies, tanto de *Ceratophrys* como de *Lepidobatrachus* y *Chacophrys*, no la poseen. En aquellas especies de *Ceratophrys* que lo presentan, como *C. ornata* y *C. cranwelli*, de las cuales se ha contado con diversos estadíos del desarrollo, su aparición ocurre tardíamente, es decir en ejemplares de talla no menor de 40 mm (considerando que esas especies alcanzan un máximo tamaño de 125 mm en las hembras). Según Mercadal (1988), los ejemplares de *C. cornuta* ZSM 1057/0 y 1058/0 procedentes de Surinam (LT = 70.0 mm y 76.6 mm respectivamente), usados en la comparación con *C. testudo* por esa autora, poseen "una placa a cada lado de la columna vertebral a la altura de los hombros". Desafortunadamente las radiografías de esos materiales solicitadas al Zoologische Staatssammlung München no fueron enviadas, por lo tanto no ha sido posible establecer si estas placas corresponden al escudo dérmico dorsal. Siguiendo atentamente la literatura en la que se menciona la presencia o ausencia del escudo dorsal, no hay en el momento una unanimidad de criterios respecto de la presencia o ausencia de escudo en *C. cornuta*. Cochran & Goin (1970) mencionan que el ejemplar USNM 146251 (Colombia, Amazonas, Leticia, LT = 94 mm) posee escudo dorsal. Miranda Ribeiro (1920), Nieden (1923) y Lynch (1971) describen a *C. cornuta* con ausencia de escudo óseo dorsal. El ejemplar de *C. cornuta* procedente de Perú revisado en este trabajo carece de escudo dorsal Es importante destacar que los ejemplares asignados a *C. cornuta* en la literatura proceden de una muy amplia área de distribución (fig. 2), y es muy probable que se trate de más de una entidad. Con respecto a *C. testudo*, no es hasta el momento posible considerar discusión alguna sobre la presencia o ausencia de escudo dérmico dorsal, ya que para ello es necesario contar con individuos adultos procedentes de la localidad típica.

De la ornamentación exostósica no puede asegurarse que la misma alcance por completo el borde de la rama ótica del escamoso característico de la juventud del animal. En los ejemplares adultos de *C. cornuta* y de otras especies de *Ceratophrys*, la ornamentación no solamente alcanza el margen del hueso, sino que también bordea el margen lateral de la rama ótica del escamoso. La presencia de procesos palatinos bien conspicuos es una característica constante de los ceratofrinos juveniles. Ha sido observado que, durante el desarrollo ontogenético, la *pars palatina* del premaxilar se adosa a la *pars facialis* de ese hueso, perdiendo los procesos palatinos su individualidad.

El ejemplar de la descripción original de Andersson (1945) y el ejemplar juvenil de *C. cornuta* presentan un maxilar de altura reducida y participando del borde orbitario. Esta participación se pierde en los individuos adultos de *Ceratophrys* y *Lepidobatrachus*.

Si bien la observación del grado de articulación de la rama medial del pterigoides con el del paraesfenoides se ve dificultada por las condiciones del material, aparentemente, la misma no estaría indicando una amplia superficie de contacto entre esos elementos, relación característica de los individuos adultos.

Entre las diferencias de la morfología externa entre *C. testudo* y *C cornuta*, Mercadal (1988) enfatizó en las denominadas "elevaciones óseas de la cabeza" las que encuentran su referencia en los procesos alares del premaxilar, la rama ventral del escamoso y el borde postorbitario correspondiente a la extensión lateral del frontoparietal y que no aportan diferencias significativas en la distinción de esas especies.

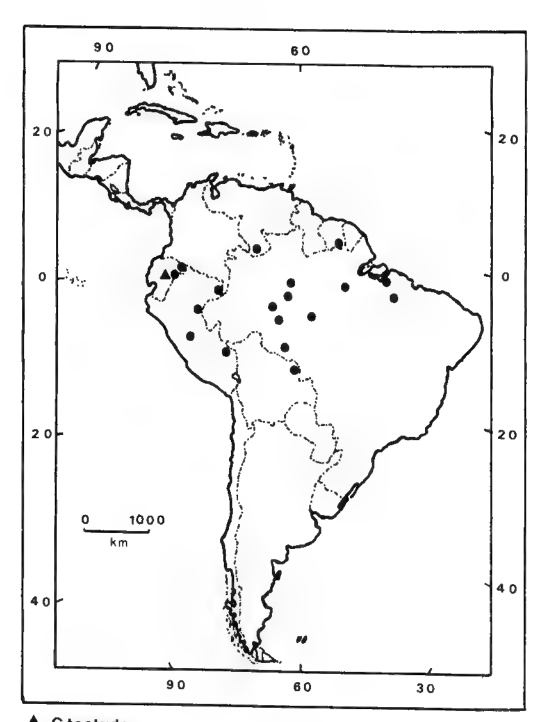


Fig. 2.— Distribución de *Ceratophrys testudo* y *C. cornuta*

La morfología de la región temporal es considerada una fuerte evidencia en la distinción de los ceratofrinos Tanto en *C testudo* como en *C. cornuta*, la rama ótica es fuertemente posterolateral, pero se distinguen al menos en las etapas juveniles por la presencia de un borde medial algo curvado y terminado en extremo afilado en la primera, y un borde medial recto y extremo no afilado en la segunda.

Conclusión

Los ceratofrinos constituyen un interesante conjunto de anuros neotropicales que ha motivado en las últimas décadas su estudio por parte de varios autores (Barrio, 1968, 1980, Barrio & De Chieri, 1970; Lynch, 1971, 1982; Maxson & Ruibal, 1988; Mercadal, 1986, 1988; Reig, 1960; Reig & Cei, 1963; Faivovich & Carrizo, 1992; entre otros). Diversas opiniones se han vertido sobre el aislamiento tanto morfológico como serológico y etológico de los ceratofrinos (ver Báez & Perí, 1991), aunque no todos ellos han coincidido completamente en las entidades genéricas incluidas en el grupo o nivel jerárquico Por lo menos *Ceratophrys*, *Lepidobatrachus* y *Chacophrys* (sobre la validez de este último, ver: Maxson & Ruibal, 1988; Faivovich & Carrizo, 1992; Perí, MS) conformarían un grupo monofilético justificado por varias sinapomorfía osteológicas, incluyendo la fuerte expansión de los procesos transversos de las primeras vértebras presacras (Lynch, 1982). Entre los caracteres morfológicos distintivos señalados por Mercadal (1988), quien recientemente ha reconocido la validez de *C. testudo*, se comparte la diferente estructura del apéndice palpebral, la forma del escamoso y de la banda interorbital. La menor longitud del dedo I con respecto al II es un caracter estrictamente juvenil y no puede, hasta el momento, ser considerado diagnóstico de la especie al menos que se compruebe un proceso heterocrónico. Este carácter, en conjunción con otros rasgos como la altura de la *pars facialis* del maxilar, la participación del maxilar en el borde orbitario, el proceso maxilar del premaxilar largo y aguzado, los procesos palatinos individualizados, los arcos neurales cortos y anchos, la ausencia de contacto osificado entre los arcos neurales derecho e izquierdo de al menos las tres primeras presacras, y la longitud de las ramas ilíacas con respecto a la columna vertebral, indican que el holotipo de *C. testudo* es un individuo juvenil y la mayoría de los caracteres diagnósticos brindados por Andersson (1945) y Mercadal (1988) varían durante la ontogenia. Por ejemplo, la ausencia de escudo dérmico dorsal no puede considerarse un carácter definitorio ya que al desconocerse la talla total que alcanzan estos individuos no puede aseverarse que su aparición ocurra en estadios juveniles tardíos o en individuos jóvenes como se ha visto en *C. ornata* y *C. cranwelli*.

Del mismo modo, las diferencias encontradas por Mercadal (1988) en tres caracteres métricos (longitud de la cabeza/ancho de la cabeza/distancia nasoorbital; longitud de la cabeza/longitud del pie; y ancho de la cabeza/distancia nasoorbital/longitud de la cabeza/longitud del pie) tomados en el holotipo de *C. testudo* y en dos ejemplares adultos de *C. cornuta*, al ser tomados en el juvenil de esta última especie y comparadas con las de *C. testudo* no resultan significativas.

Finalmente, resulta fundamental el hallazgo de entidades adultas de *C. testudo*, y una nueva diagnosis específica en sus rasgos morfológicos y osteológicos. Entre los caracteres morfológicos presentes en el juvenil de *C. testudo*, la forma del apéndice palpebral y su relación con el párpado superior, la banda interorbital y la membrana interdigital del pie, y entre los osteológicos la ausencia de dientes vomerinos y la forma de la rama ótica del escamoso, constituyen hasta el momento los rasgos distintivos de la especie de ANDERSSON que permiten distinguirla aún en etapas juveniles de *C. cornuta*.

RESUMEN

Ha sido reexaminado el holotipo de *C. testudo*. Los caracteres diagnósticos brindados por ANDERSSON (1945) y recientemente por MERCADAL (1988) se han cuestionados y comparados por otros presentes en otros miembros del género, especialmente con *C. cornuta*. Se proponen los caracteres morfológicos y osteológicos que permiten reconocer a *C. testudo*.

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi agradecimiento muy especialmente a la Dra. Ana María BÁEZ por su constante incentivo y apoyo en mi trabajo, como así también sus sugerencias y correcciones.

Mi agradecimiento y gratitud al Dr. Erik AHLANDER del Naturhistoriska Riksmuseet de Suecia por haberme facilitado el holotipo de *C. testudo* para su estudio. Así mismo lo hago extensivo al Dr. P. VANZOLINI del Museo de Zoología de San Pablo, a la Dra. Linda TRUEB del Museo de Historia Natural de Kansas, al Dr. R. HEYER del Smithsonian Institution, al Dr. Raymond LAURENT de la Fundación Miguel Lillo, al Dr. José M. GALLARDO del Museo Rivadavia y al Prof. Jorge D. WILLIAMS del Museo de Ciencias Naturales de La Plata por el préstamo y/o donación del material de comparación.

El presente trabajo se realizó gozando la autora de una Beca del CONICET.

LITERATURA CITADA

ANDERSSON, L. G., 1945. — Batrachians from East Ecuador. *Arkiv for Zoologi*, **37** (2): 22-24.

BÁEZ, A. M. & PERÍ, S., 1990. — Revisión de *Wawelia gerholdi*, un anuro del Mioceno de Patagonia. *Ameghiniana*, **27** (3-4): 379-386.

BARRIO, A., 1968. — Revisión del género *Lepidobatrachus* Budgett (Anura, Ceratophrynidae). *Physis*, **28**: 95-106.

----- 1980. — Una nueva especie de *Ceratophrys* (Anura, Ceratophryidae) del dominio chaqueño. *Physis*, **39**: 21-30.

BARRIO, A. & DE CHIERI, P. R., 1970. — Relaciones cariosistemáticas de los Ceratophryidae de la Argentina (Amphibia, Anura). *Physis*, **30**: 321-329.

COCHRAN, D. M. & GOIN, C. J., 1970. — Frogs of Colombia. *Bull. U. S. nat. Mus.*, **288**: 1-655.

FAIVOVICH, J. & CARRIZO, G. R., 1992. — Descripción de la larva de *Chacophrys pierottii* (Vellard, 1948) (Leptodactylidae, Ceratophryinae). *Alytes*, **10** (3): 81-89.

GORHAM, S. W., 1966. — Liste der recenten Amphibien und Reptilien (Ascaphidae, Leiopelmatidae, Pipidae, Discoglossidae, Pelobatidae, Leptodactylidae, Rhinophrynidae). *Das Tierreich*, Berlin, **85**: 1-16.

LYNCH, J. D., 1971. — Evolutionary relationships, osteology and zoogeography of leptodactyloid frogs. *Misc. Publ. Univ. Kansas Mus. nat. Hist.*, **53**: 1-238.

----- 1982. — Relationships of the frogs of the genus *Ceratophrys* (Leptodactylidae) and their bearing on hypotheses of Pleistocene forest refugia in South America and punctuated equilibria. *Syst. Zool.*, **31** (2): 166-179.

MAXSON, L. R. & RUIBAL, R., 1988. — Relationships of frogs in the leptodactylid subfamily Ceratophryinae. *J. Herpet.*, **22** (2): 228-231.

MERCADAL, I. T., 1986. — *Ceratophrys joazeirensis* sp. n. (Ceratophryidae, Anura) del noreste de Brasil. *Amphibia-Reptilia*, **7**: 313-334.

----- 1988. — Sobre la validez de *Ceratophrys testudo* Andersson, 1945 (Amphibia, Ceratophryidae). *Amphibia-Reptilia*, **9**: 1-6.

MIRANDA RIBEIRO, A. DE, 1920. — Algumas consideraçoes sobre o genero *Ceratophys* e suas especies. *Rev. Mus. Paul.*, **12**: 391-304.

NIEDEN, F., 1923. — Anura I. Subordo Aglossa und Phaneroglossa, Sectio 1, Arcifera. *Das Tierreich*, **46**: 1-584.

PETERS, J. A., 1954. — Herpetological type localities in Ecuador. *Rev. ecuat. Ent. Par.*, **2** (3-4): 352-355.

PERÍ, S. I., MS. — Relaciones evolutivas de las especies de la subfamilia Ceratophryinae (Anura, Leptodactylidae).

REIG, O. A., 1960. — La anatomía esquelética del género *Lepidobatrachus* Budgett (Anura, Leptodactylidae) comparada con la de otros ceratofrinos. *Acta y Trab. I Congr. Sudam. Zool.*, La Plata, 1959, **4**: 133-147.

REIG, O. A. & CEI, J. M., 1963. — Elucidación morfológico-estadística de las entidades del género *Lepidobatrachus* Budgett (Anura, Ceratophryidae) con consideraciones sobre la extensión del distrito chaqueño del dominio zoogeográfico subtropical. *Physis*, **24**: 181-204.

TRUEB, L., 1973. — Bones, frogs, and evolution. *In*: J. L. VIAL (eds.), *Evolutionary biology of the Anura, Contemporary research on major problems*, Kansas, Univ. Missouri Press: 65-132.

WASSERSUG, R., 1976. — A procedure for differential staining of cartilage and bone in whole formalin fixed vertebrates. *Stain Technol.*, **51**: 131-134.

Corresponding editor: Alain DUBOIS.



International Journal of Batrachology
published by ISSCA

GUIDE FOR AUTHORS

Alytes publishes original papers in English, French or Spanish, in any discipline dealing with amphibians. Beside articles and notes reporting results of original research, consideration is given for publication to synthetic review articles, book reviews, comments and replies, and to papers based upon original high quality illustrations (such as color or black and white photographs), showing beautiful or rare species, interesting behaviors, etc.

The title should be followed by the name(s) and address(es) of the author(s). The text should be typewritten or printed double-spaced on one side of the paper. The manuscript should be organized as follows: English abstract, introduction, material and methods, results, discussion, conclusion, French or Spanish abstract, acknowledgements, literature cited, appendix.

Figures and tables should be mentioned in the text as follows: fig. 4 or Table IV. Figures should not exceed 16 × 24 cm. The size of the lettering should ensure its legibility after reduction. The legends of figures and tables should be assembled on a separate sheet. Each figure should be numbered using a pencil.

References in the text are to be written in capital letters (SOMEONE, 1948; SO & SO, 1987; EVERYBODY et al., 1882). References in the literature cited section should be presented as follows:

BOURRET, R., 1942. - *Les batraciens de l'Indochine*. Hanoi, Institut Océanographique de l'Indochine: i-x + 1-547, pl. I-IV.

GRAF, J.-D. & POLLS PELAZ, M., 1989. - Evolutionary genetics of the *Rana esculenta* complex. *In*: R. M. DAWLEY & J. P. BOGART (eds.), *Evolution and ecology of unisexual vertebrates*, Albany, The New York State Museum: 289-302.

INGER, R. F., VORIS, H. K. & VORIS, H. H., 1974. - Genetic variation and population ecology of some Southeast Asian frogs of the genera *Bufo* and *Rana*. *Biochem. Genet.*, **12**: 121-145.

Manuscripts should be submitted *in triplicate* either to Alain DUBOIS (address above) if dealing with amphibian morphology, systematics, biogeography, evolution, genetics or developmental biology, or to Günter GOLLMANN (address above) if dealing with amphibian population genetics, ecology, ethology or life history.

Acceptance for publication will be decided by the editors following review by at least two referees. If possible, after acceptance, a copy of the final manuscript on a floppy disk (3 ½ or 5 ¼) should be sent to the Chief Editor. We welcome the following formats of text processing: (1) preferably, MS Word DOS and Windows, WordPerfect (4.1 to 5.1) or WordStar (3.3 to 5.5); (2) less preferably, formated DOS (ASCII) or DOS-formated MS Word for the Macintosh.

No page charges are requested from the author(s), but the publication of color photographs is charged. For each published paper, 25 free reprints are offered by *Alytes* to the author(s). Additional reprints may be purchased.



Published with the support of AALRAM
(Association des Amis du Laboratoire des Reptiles et Amphibiens
du Muséum National d'Histoire naturelle, Paris, France).

Directeur de la Publication: Alain DUBOIS.

Numéro de Commission Paritaire: 64851.

Alytes, 1993, **11** (3): 77-116.

Contents

Alytes is printed on acid-free paper.

Alytes is indexed in *Biosis, Cambridge Scientific Abstracts, Current Awareness in Biological Sciences, Pascal, Referativny Zhurnal* and *The Zoological Record.*

Imprimerie F. Paillart, Abbeville, France.
Dépôt légal: 3ème trimestre 1993.